

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

MODÉLISATION DE L'UTILISATION DE L'HABITAT PAR LE CASTOR DANS
LE QUÉBEC FORESTIER

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

JULIE LABBÉ

DÉCEMBRE 2009

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je remercie sincèrement mes directeurs, Louis Imbeau et Marcel Darveau pour m'avoir guidé et encouragé tout le long de mon cheminement. Je vous suis très reconnaissante d'avoir toujours pris soin de mettre ma formation au premier plan et surtout, de m'avoir donné la chance d'acquérir le plus d'expériences possible durant ces deux dernières années. Je remercie également ma collègue et amie Marie-Hélène Ouellet D'Amours, avec qui j'ai passé vraiment deux belles années. On s'est toujours soutenues et je ne m'imagine vraiment pas ce que ça aurait été sans toi. Je remercie aussi les évaluateurs externes de mon mémoire, Christian Dussault et Martin-Hugues Saint-Laurent. Merci ensuite à l'équipe de géomaticiens de Canards Illimités, soit Jason Beaulieu, Sylvie Picard et Karine Boisvert, qui m'ont généreusement aidée à me familiariser avec la géomatique et les multiples fonctions d'ArcGIS tout au long de mon projet. Finalement, je ne veux surtout pas oublier Geneviève Meunier et Marie-Claire LeBlanc pour leur soutien et leurs précieux conseils.

AVANT-PROPOS

Conformément aux exigences du programme de maîtrise en biologie, ce mémoire comprend deux articles ainsi qu'une introduction et une conclusion générale. Le premier article sera traduit en anglais puis sera soumis au périodique scientifique *Canadian Journal of Forest Research* en vue de publication sous forme de synthèse de littérature scientifique. Cet article est issu en majeure partie de la revue de littérature effectuée dans le cadre de ma proposition de recherche. Le second article constitue le chapitre principal et il a été rédigé en anglais sous forme d'article scientifique afin d'être soumis à la revue *Ecography*. Les deux articles se conforment aux exigences inscrites dans les directives aux auteurs de ces revues. Ils ont tous deux été rédigés en collaboration avec mes directeurs, Louis Imbeau et Marcel Darveau. J'en suis l'auteure principale et j'ai procédé à toutes les étapes de traitements et d'analyses des données.

Ce projet de recherche a été financé par le Plan conjoint sur le Canard noir, l'Initiative boréale canadienne, le Plan conjoint sur des habitats de l'Est, Canards Illimités Canada et la Fondation de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. J'ai bénéficié d'une bourse de maîtrise à incidence industrielle BMP-Innovation accordée par les Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies et le Conseil de recherche en sciences et génie du Canada.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	I
AVANT-PROPOS	II
LISTE DES FIGURES	IV
LISTE DES TABLEAUX	V
RÉSUMÉ	VI
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 - MODÉLISATION SPATIALE DE L'HABITAT DU CASTOR (<i>CASTOR CANADENSIS</i>) : OÙ EN SOMMES-NOUS?	8
Résumé	9
Introduction	10
Méthodologie	11
Résultats	12
Discussion	24
Remerciements	28
Références	29
CHAPITRE 2 - FACTORS AFFECTING ABUNDANCE OF BEAVER DAMS IN THE QUEBEC FORESTED LANDSCAPE	40
Abstract	41
Introduction	42
Methods	43
Results	47
Discussion	48
Conclusion	52
Acknowledgements	52
Literature cited	53
CONCLUSION GÉNÉRALE	62
LISTE DES RÉFÉRENCES	64

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE 1

Figure 1.1. Aire de répartition du castor (*Castor canadensis* Khul) en Amérique du Nord (Patterson et al., 2007) et localisation des principales études de modélisation de l'habitat du castor (tableau 1.1), selon les régions écologiques de l'Amérique du Nord (CCE, 1997). Les numéros réfèrent aux études de modélisation (tableau 1.1)..... 39

CHAPITRE 2

Figure. 2.1. Study area in Quebec's forest-dominated landscapes. Squares represent the forest maps used in the beaver habitat study. Inserts show (A) ecoregions and (B) the abundance of beaver dams, which is an interpolation by kriging of the density of beaver dams in forest maps..... 59

Figure 2.2. Description of the four main ecoregions, for each habitat factor, using a box-and-whisker diagram with the following quantiles: 0%, 10%, 50%, 90% and 100%. Results of Kruskal-Wallis tests were all significant ($p < 0.001$). Results of REGW's multiple intervals tests are represented by letters; same letters indicate that ecoregions are similar for the habitat factors..... 60

Figure 2.3. Relationship between predicted dam density in 25 km² and mean stream gradient, according to the global model..... 61

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 1

Tableau 1.1. Études de modélisation de l'habitat du castor retenues.....	33
Tableau 1.2. Relation entre les facteurs géomorphologiques et l'habitat du castor selon les études de modélisation retenues	35
Tableau 1.3. Relation entre les facteurs associés à la disponibilité de nourriture et l'habitat du castor selon les études de modélisations retenues	37

CHAPITRE 2

Table 2.1. Results of model selection with the Delta AIC _c (Δ AIC _c) and AIC _c weight (ω) of the models.....	56
Table 2.2. Delta AIC _c (Δ AIC _c) and AIC _c weight (ω) resulting of the model selection with Akaike information criterion in each ecoregion	57
Table 2.3. Estimates (β) and standard errors (SE) of the habitat factors in the best models for the whole area and each ecoregion.....	58

RÉSUMÉ

L'importance et les impacts du castor dans le paysage québécois sont indéniables. Malgré un effort important et une avancée considérable depuis plusieurs années dans la compréhension de l'écologie du castor, de son rôle dans les forêts d'Amérique du Nord et dans le développement de plusieurs modèles de classification et de qualité de son habitat, il y a encore un manque de consensus dans la littérature scientifique quant à l'importance des diverses variables d'habitat et même sur leur identification, tant à l'échelle du peuplement qu'à celle du paysage. Les banques de données québécoises sur les habitats touchés par les activités du castor sont incomplètes, et il n'y a aucun modèle d'utilisation d'habitat du castor qui est applicable à une aussi grande échelle que le Québec forestier. Le présent mémoire vise donc à déterminer les facteurs régissant l'utilisation de l'habitat par le castor à l'échelle du paysage en forêt boréale et par conséquent, vise à mieux comprendre la distribution spatiale des barrages de castor au Québec. À partir des onze principales études de modélisation spatiale sur l'habitat du castor en Amérique du Nord, nous avons d'abord passé en revue les facteurs d'habitat en tenant compte des variations méthodologiques ou géographiques entre les différentes études. Certains facteurs se démarquent, notamment le gradient du cours d'eau, la taille du bassin versant et le couvert feuillu à proximité des cours d'eau. L'identification des facteurs clés d'habitat varie essentiellement en fonction de l'élément modélisé (colonie vs barrage), des caractéristiques géomorphologiques de la région et l'échelle de l'aire d'étude. Ensuite, sur une aire d'étude couvrant plus de 300 000 km² dans le Québec méridional, 1025 quadrats de 25 km² ont été distribués systématiquement parmi 257 cartes écoforestières dans l'aire d'étude. À partir de facteurs d'habitat et du nombre de barrages extraits des cartes écoforestières, nous avons modélisé l'abondance de barrages de castor à l'échelle du paysage dans (1) l'aire d'étude globale, ainsi que dans (2) les quatre principales écorégions couvrant l'aire d'étude (Appalaches, Laurentides centrales, Laurentides méridionales et Basses-terres de l'Abitibi et de la Baie James). Les facteurs d'habitat étaient classés selon trois catégories correspondant à trois hypothèses : (1) les facteurs influençant la construction de barrages (gradient moyen des cours d'eau, pente riveraine moyenne, couvert de dépôts d'argile et de limon et couvert d'aulnes), (2) les facteurs influençant la disponibilité de nourriture (couverts de feuillus et de terrains non forestier), et (3) un facteur associé à la présence humaine (nombre d'intersections entre les routes et les cours d'eau). Le modèle résultant dans l'aire d'étude globale a montré que le gradient moyen des cours d'eau était le facteur le plus important dans l'établissement des barrages, suivi de ceux associés à la disponibilité de nourriture. Les modèles par écorégion ont révélé que dans les régions plus nordiques dominées par les conifères (Laurentides centrales et Basses-terres de l'Abitibi et de la Baie James), la disponibilité de nourriture devient le principal élément influençant le nombre de barrages de castor à l'échelle du paysage. Nous concluons qu'il est important qu'une telle variation régionale dans l'importance des facteurs d'habitat influençant la distribution et l'abondance des barrages soit prise en considération dans l'élaboration des plans d'aménagement du castor, de même que dans ceux des nombreuses espèces dépendantes des étangs de castor en forêt boréale.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Après des siècles d'exploitation et une quasi extinction (Jenkins et Busher, 1979), le castor (*Castor canadensis* Khul) reprend sa place au sein des forêts d'Amérique du Nord d'aujourd'hui. Le bilan d'un inventaire aérien des colonies de castors réalisé de 1989-1994 au Québec a estimé la population totale à plus de 700 000 individus dans la province (Lafond et Pilon, 2004). Le castor est un ingénieur d'écosystème et il constitue sans aucun doute une espèce clé dans le paysage boréal québécois. Par ses constructions, il modifie et crée des milieux humides et change de façon significative la structure et la dynamique de l'écosystème riverain (Fortin et al., 2001). Les milieux humides créés par le castor sont des éléments importants des écosystèmes forestiers, non seulement parce qu'ils occupent une position essentielle dans les échanges entre les milieux terrestres et aquatiques, mais aussi parce qu'ils sont des habitats importants pour plusieurs espèces. Le paysage en mosaïque résultant des milieux humides occupés et abandonnés par le castor procure abri, nourriture et aire de mise bas pour un nombre important d'invertébrés (McDowell et Naiman, 1986), de poissons (Snodgrass et Meffe, 1998), d'amphibiens (Stevens et al., 2007), d'oiseaux forestiers (Aznar et Desrochers, 2008) et de sauvagine (McCall et al., 1996). Les activités du castor constituent un régime de perturbations naturelles qui contribue à accroître l'hétérogénéité du paysage (Cunningham et al., 2006).

Autrefois célèbre et très recherché pour sa fourrure, le castor est maintenant souvent considéré à l'inverse comme une espèce nuisible par une partie de la population humaine qui voit nombre de routes détruites ou inondées à la suite de ses activités (Curtis et Jensen, 2004). En effet, il arrive que le castor utilise la route et les ponceaux comme assise pour la construction de son barrage. L'eau peut alors endommager et compromettre la stabilité de la route (Curtis et Jensen, 2004; Jensen et al., 2001). Au début des années 1980, les dommages liés aux activités du castor aux États-Unis ont été évalués à plus de 75 millions de dollars par année (Miller (1983) dans Novak (1987)). Dans plusieurs régions au Québec, les coûts liés à la réparation et à l'entretien des infrastructures endommagées sont également devenus très

importants (Fortin et al., 2001), et ils ne sont pas appelés à diminuer en raison de l'accroissement des populations (Fortin et Lizotte 2007).

Afin de combler le manque de connaissances sur les milieux humides au Québec, Ménard (2007) a évalué leur abondance régionale et a défini les grands patrons de distribution de différents types d'habitats humides et aquatiques du Québec forestier. À l'aide d'une méthode de classification des milieux humides élaborée à partir de la carte écoforestière (Ménard et al., 2006), on a évalué que les milieux humides couvraient 11,4% du Québec forestier, une estimation que les auteurs considéraient plutôt conservatrice. Il n'a pas été possible d'inclure les barrages de castors dans leur étude, puisqu'ils n'avaient pas été inventoriés sur l'ensemble de l'aire d'étude. Sachant l'importance du castor dans la création et la modification des milieux humides et de leur dynamique dans la forêt québécoise, il est probable que son intégration dans l'étude aurait donné des paysages types fort différents (Ménard, 2007).

Beaucoup d'études se sont attardées aux impacts du castor en Amérique du Nord (Anderson et al., 2006; Barnes et Dibble, 1988; Butler et Malanson, 2005; Cunningham et al., 2006; Devito et Dillon, 1993; Donkor et Fryxell, 1999; Johnston et Naiman, 1990; Klotz, 1998; Martell et al., 2006; Naiman et al., 1988; Neff, 1957; Nummi, 1992). D'autres études se sont plutôt concentrées sur les facteurs déterminant la qualité de son habitat (Barnes et Mallik, 1997; Bordage et Fillion, 1988; Curtis et Jensen, 2004; Dieter et McCabe, 1989; Doucet et al., 1994; Fryxell, 2001; Gallant et al., 2004; Jenkins, 1979, 1980; McComb et al., 1990; Traversy, 1976), tandis que certaines avaient pour but de développer des modèles de classification d'habitats (Allen, 1983; Aubert et al., 1997; Banville et Traversy, 1977; Beier et Barrett, 1987; Broschart et al., 1989; Cotton, 1990; Howard et Larson, 1985; Slough et Sadleir, 1977; Suzuki et McComb, 1998). Malgré un effort important et une avancée considérable depuis plusieurs années dans la compréhension de l'écologie du castor, de son rôle dans les forêts d'Amérique du Nord et dans le développement de plusieurs modèles de classification et de qualité de son habitat, il y a encore un manque de consensus dans la littérature scientifique quant à l'importance des diverses variables d'habitat et même sur leur identification, tant à l'échelle du peuplement qu'à celle du paysage. Selon Curtis et Jensen (2004), ce manque de consensus entre les auteurs des différentes études s'expliquerait entre

autres par les différences entre les aires d'études et dans la classification des caractéristiques végétales qui ont été mesurées. Par conséquent, il n'y a toujours pas de cartes des milieux humides sous l'influence du castor ayant été élaborées pour un vaste territoire forestier. Pourtant, de telles cartes seraient utiles dans des contextes d'aménagement forestier, d'aménagement du territoire ou d'aménagement de la faune.

Biologie du castor

Le castor du Canada est l'unique représentant de la famille des Castoridae (Ordre Rodentia) en Amérique du Nord (Novak, 1987). Il est largement répandu, de la frontière du Mexique jusqu'en Alaska, incluant la totalité du Québec à l'exception de la zone de toundra herbacée située dans l'extrême nord de la province (Fortin et al., 2001).

C'est un rongeur herbivore de 90 à 120 cm de longueur, actif surtout la nuit. Il est monogame et vit en colonie sur un territoire (Fortin et al., 2001). Les mâles et les femelles atteignent la maturité sexuelle vers l'âge de 21 mois (D'Eon et al., 1995). Une colonie est formée généralement d'un couple, des nouveau-nés et des jeunes de l'année précédente, mais il a été démontré qu'à haute densité, l'organisation sociale des colonies peut être variable et contenir plus d'un individu adulte du même sexe, ou encore qu'il peut y avoir des mouvements d'individus entre les colonies (Busher et al., 1983). Selon Bradt (1938), la colonie est l'unité fondamentale des populations de castor et est définie comme étant un groupe de castors occupant un même étang ou une même section de cours d'eau, utilisant une réserve commune de nourriture et entretenant un même barrage ou ensemble de barrages. Le jeune castor quitte le territoire familial vers l'âge de 2 ans lorsque les nouveau-nés naissent, c'est-à-dire vers les mois de mai et juin (Collen et Gibson, 2001). Très habile dans l'eau grâce à sa longue queue plate et ses puissantes pattes postérieures palmées, il émigre le long d'un cours d'eau pour fonder une nouvelle colonie. Sa vie dans l'eau et dans des environnements sombres et humides est entre autres facilitée par la contraction de ses narines et la fermeture de ses oreilles au contact de l'eau, par des membranes nictitantes protégeant ses yeux (Novak, 1987) ainsi que par des lèvres qui se ferment derrière ses larges incisives (Baker et Hill, 2003). Le castor est actif tout le long de l'année, mais il réduit ses activités

durant l'hiver. Il s'appuie entre autres sur ses réserves de gras, ainsi que sur l'amas de nourriture emmagasiné sous l'eau près de sa hutte pour survivre à l'hiver (Smith et al., 1991).

Étant un animal à la fois aquatique et terrestre, le castor occupe et crée des milieux complexes. Lorsqu'il colonise un nouveau milieu, il commence par construire un barrage à l'aide de branches et de boue afin d'élever et stabiliser le niveau de l'eau (Fortin et al., 2001). L'augmentation du niveau de l'eau lui permet ainsi d'agrandir son domaine aquatique en se protégeant des prédateurs et facilite l'accès aux sources de nourritures, tout en conservant une profondeur d'eau libre lui permettant d'accéder à sa hutte ou à ses terriers durant l'hiver. Il peut se nourrir d'une variété d'essences feuillues, mais son espèce préférée est bien connue pour être le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) (Bordage et Fillion, 1988; Hall, 1960; Johnston et Naiman, 1990; Slough, 1978). L'été, une grande partie du régime alimentaire du castor est constitué d'herbacées (Novak, 1987), devenues abondantes par la création de milieux humides. En général, une colonie moyenne de castors demeure une dizaine d'années dans un lieu où la végétation est suffisamment abondante (Bordage et Fillion, 1988; Sturtevant, 1998).

La liste de prédateurs du castor au Québec est longue comme le démontre la revue de littérature réalisée par Collen et Gibson (2001) : le loup gris (*Canis lupus* Linnaeus), l'ours noir (*Ursus americanus* Pallas), le lynx du Canada (*Lynx canadensis* Kerr), le lynx roux (*Lynx rufus* Schreber), le carcajou (*Gulo gulo* Linnaeus), la loutre de rivière (*Lutra canadensis* Schreber), le renard roux (*Vulpes vulpes* Linnaeus), le vison d'Amérique (*Mustela vison* Schreber), et le pékan (*Martes pennanti* Erxleben). Cependant, seul le loup gris semblerait réguler véritablement les populations de castor (Baker et Hill, 2003). On a remarqué une augmentation de 20% dans la densité de colonies de castor dans la réserve faunique Papineau-Labelle au Québec durant les 3 années de contrôle des populations de loup, densité qui a rapidement décliné lors de l'arrêt du contrôle de ce prédateur (Potvin et al., 1992). Les castors pourraient aussi servir de proie de rechange lorsque le nombre de cerfs devient faible, comme c'est le cas dans le parc Algonquin (Forbes et Theberge, 1996). L'impact de la prédation du loup sur les populations de castors peut être localement significatif, mais va varier selon plusieurs facteurs comme la densité de loups et la disponibilité des proies alternatives (Baker et Hill, 2003). Dans une étude concernant le

castor au Québec, Cotton (1990) a conclu, suite à une revue de littérature, que les ressources alimentaires du milieu étaient plus importantes dans la détermination de la distribution et de l'abondance du castor que ne l'était la prédation.

Effets du castor sur les milieux humides et les milieux riverains

Le castor a un impact important sur les milieux humides, particulièrement par l'intermédiaire de la construction de ses barrages. Par exemple, ces derniers entraînent une modification de la décharge des cours d'eau, des cycles biogéochimiques, de la composition biotique, de la rétention des sédiments et de la matière organique, ainsi que l'altération de la structure et de la dynamique de la végétation riveraine (Butler et Malanson, 1995; Johnston et Naiman, 1987; McDowell et Naiman, 1986; Naiman et al., 1988; Naiman et al., 1986). Les processus engendrés par la création d'un milieu humide sont nombreux et complexes. D'abord, l'inondation de la zone riveraine augmente l'apport des nutriments dans le milieu. Les plantes émergentes s'installent en bordure du milieu, avantagées par la grande surface d'enracinement et l'abondance de lumière soudainement disponibles (Johnston et Naiman, 1987). Le transport actif des matériaux de la rive vers l'étang par le castor entraîne un apport important de matière organique et de nutriments, sans compter l'apport des arbres morts de la zone riveraine inondée qui vont se décomposer lentement pendant plusieurs années à cause des conditions anaérobies (Darveau et Desrochers, 2001). Cette accumulation de matière organique et de sédiments fins engendre un accroissement de la densité et de la biomasse des communautés d'invertébrés qui reflètent un changement dans la structure et dans la fonction écologique des communautés (McDowell et Naiman, 1986). Le budget de carbone se retrouve également modifié et les intrants sont largement dominés par l'apport biotique local (Naiman et al., 1988).

La nature herbivore du castor entraîne également des conséquences directes à court et à long terme sur la biomasse, la structure et la composition des forêts riveraines. Les impacts de l'abattage par le castor sont particulièrement importants en forêt boréale puisque la lumière, la température et les ressources sont limitées, ce qui restreint la capacité des plantes ligneuses à remplacer les tissus mangés et endommagés (Naiman et al., 1988). Son comportement d'approvisionnement à partir d'un point central (Basey et al., 1988; Fryxell et

Doucet, 1991; McGinley et Whitham, 1985) influence la structure et la composition horizontale de la végétation riveraine, tandis que la récolte sélective sur ses espèces préférées affecte la structure et la composition verticale et a des conséquences à long terme sur la succession forestière (Barnes et Dibble, 1988; Beier et Barrett, 1987). Le castor peut facilement engendrer le remplacement d'une végétation arborescente à dominance feuillue par des arbustiaies d'espèces hautement compétitives comme l'aulne rugueux (*Alnus rugosa* (Du Roi) Spreng). ou par des conifères à croissance lente (Barnes et Dibble, 1988). Toutes ces altérations influencent à leur tour la quantité et le type d'intrants provenant de la rive au cours d'eau, la quantité de lumière sur le cours d'eau, le développement des sols riverains et la disponibilité des nutriments (Naiman et al., 1988). L'ontogenèse de l'étang du castor, c'est-à-dire de la formation de l'étang à sa désintégration, jusqu'à ce que l'on retourne à un simple cours d'eau, peut durer des centaines d'années (Naiman et al., 1988). Au niveau du paysage, les castors sont donc responsables d'une mosaïque de conditions environnementales, variant entre autres selon l'âge des étangs, leur taille, leur stade successional, leur substrat ou leurs caractéristiques hydrologiques (Naiman et al., 1988). Les castors peuvent altérer de grandes proportions du paysage par la construction de barrages sur les ruisseaux et une matrice de forêt décidue peut se retrouver parsemée de zones de conifères et d'arbustes. Avec l'augmentation importante de l'abondance du castor en Amérique du Nord, son influence sur les forêts peut donc s'avérer très importante (Johnston et Naiman, 1990).

En résumé, l'importance et les impacts du castor dans le paysage québécois sont indéniables. Les banques de données québécoises sur les habitats touchés par les activités du castor sont incomplètes, et il n'y a aucun modèle d'utilisation d'habitat du castor qui est applicable à une aussi grande échelle que le Québec forestier. La majorité des modèles élaborés à petite échelle nécessitent une récolte de données sur le terrain, un exercice généralement coûteux en temps et en argent, et n'encourageant pas leur utilisation dans des contextes d'aménagement forestier, d'aménagement du territoire ou d'aménagement de la faune.

But et objectifs

Le projet s'inscrit dans un programme de recherche mené conjointement par des chercheurs de Canards Illimités Canada (CIC), de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT), et du Service Canadien de la Faune (SCF), financé entre autres par le Plan conjoint sur le Canard noir (PCCN) et qui vise à comprendre les éléments et les processus affectant l'abondance du Canard noir dans le Québec forestier afin de développer des lignes directrices d'aménagement faunique. En effet, CIC et ses partenaires considèrent qu'il est primordial, compte tenu de l'importance des étangs influencés par le castor pour la faune aviaire et la faune aquatique, d'élaborer un modèle prédictif de l'utilisation de l'habitat du castor pouvant être utilisé sur de vastes territoires. Le but de cette étude est donc de déterminer les facteurs influençant l'abondance de barrages de castor dans le Québec forestier. Les objectifs spécifiques sont de : 1) décrire la variabilité de l'abondance régionale des barrages de castor à l'échelle du Québec forestier ; 2) déterminer et expliquer les facteurs affectant l'abondance des barrages de castor à l'échelle du paysage au Québec, et finalement 3) examiner comment varie l'importance des facteurs d'habitat spatialement, à l'échelle du paysage (25 km²). À titre d'analyse exploratoire, les modèles, spatialement explicites, permettront de mieux comprendre comment se distribue l'abondance de barrages de castor au Québec, ainsi que de prédire les densités régionales à partir de paramètres provenant d'informations couramment disponibles auprès des aménagistes fauniques et forestiers.

Le premier chapitre constitue une synthèse des principales études sur la modélisation de l'habitat du castor en Amérique du Nord. Il permet d'introduire le second chapitre par l'identification des facteurs d'habitat prépondérants selon les études précédentes, en tenant compte des différences liées à des considérations méthodologiques ou géographiques. Le second chapitre, le chapitre central du mémoire, répond ensuite aux trois objectifs spécifiques énoncés précédemment. On y retrouve une analyse spatiale des facteurs d'habitat influençant l'abondance de barrages de castor à l'échelle du paysage dans le Québec forestier.

CHAPITRE 1

Modélisation spatiale de l'habitat du castor (*Castor canadensis*) : Où en sommes-nous?

Julie Labbé

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue
et Canards Illimités Canada (CIC),
710 rue Bouvier, bur. 260, Québec (Qc) G2J 1C2

Louis Imbeau

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue
445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda (Qc) J9X 5E4

Marcel Darveau

Canards Illimités Canada, 710 rue Bouvier, bur. 260, Québec (Qc) G2J 1C2
et Université Laval

Auteure pour la correspondance :

Julie Labbé,

710 rue Bouvier, bur. 260, Québec (Qc) G2J 1C2.

Téléphone : 418-623-1650 poste 16

Télécopieur : 418-623-0420

j_labbe@ducks.ca

Résumé

Malgré qu'il soit régulièrement l'auteur de dommages considérables causés aux infrastructures routières, le castor est un ingénieur d'écosystème et il constitue sans aucun doute une espèce clé dans le paysage forestier. Cependant, l'identification des zones d'intérêts pour le castor demeure difficile et approximative, et ce, en raison du manque de consensus subsistant sur l'identification de facteurs d'habitat clés associés à sa présence. À partir des onze principales études de modélisation spatiale sur l'habitat du castor en Amérique du Nord, cet article présente une revue des facteurs d'habitat associés à la géomorphologie, à la disponibilité de nourriture, ainsi qu'aux infrastructures anthropiques, en tenant compte des variations méthodologiques ou géographiques entre les différentes études. Certains facteurs se démarquent, notamment le gradient du cours d'eau, la taille du bassin versant et le couvert feuillu à proximité des cours d'eau. L'identification des facteurs clés d'habitat variera essentiellement en fonction de l'élément modélisé (colonie vs barrage), des caractéristiques géomorphologiques de la région et l'échelle de l'aire d'étude. Les outils géomatiques et la qualité des données d'aujourd'hui pourraient permettre d'aborder la modélisation spatiale de l'habitat du castor sur des territoires plus vastes, et rendre leur utilisation plus accessible par les aménagistes forestiers. Il est essentiel de développer des outils prédictifs permettant de mieux gérer l'habitat du castor, autant pour prévenir les coûts des dommages causés aux infrastructures, que pour gérer la faune aviaire et aquatique utilisant son habitat.

Abstract

Although frequently held responsible for considerable damages incurred to transportation infrastructure, the beaver is an exceptional ecosystem engineer and is undoubtedly a keystone species within the forest landscape. Nevertheless, identification of suitable beaver habitat remains difficult and approximate, due to the lack of consensus surrounding which habitat variables are the strongest predictors of beaver presence. In this article, eleven principal studies on spatial modelling of beaver habitat in North America are summarized, and the key characteristics of beaver habitat associated with geomorphology, food availability, and anthropogenic infrastructure are discussed, while taking into consideration the methodological or geographic differences between studies. Notable variables included: the gradient of the waterway, the catchment size and leafy cover adjacent to waterways. The identification of key habitat indicators varies largely between studies depending on the object being modelled (colonies vs. dam), the geomorphological characteristics of the region and the scale of the study area. Recent developments in geographical information systems (GIS) and improved data quality permits the spatial modelling of beaver habitat across larger areas than covered in past studies, and makes these models more accessible to forest managers. Predictive beaver habitat models have valuable applications for the prevention of infrastructure damage and related costs as well as for managing avian and aquatic wildlife relying on wetlands constructed by beavers.

Introduction

Autrefois très recherché pour sa fourrure, le castor (*Castor canadensis* Kuhl) est avant tout une espèce clé des écosystèmes forestiers et riverains. Son habileté à altérer les conditions d'un milieu en construisant des barrages pour rencontrer ses besoins a permis à cette espèce d'occuper une variété d'habitats naturels ou anthropiques dans l'ensemble de l'Amérique du Nord (Baker et Hill, 2003). Par ses constructions, il modifie et crée des milieux humides et change de façon significative la structure et la dynamique du milieu riverain (Fortin et al., 2001). Le paysage en mosaïque résultant des milieux humides occupés et abandonnés par le castor procure abri, nourriture et aire de mise bas pour un nombre important d'invertébrés (McDowell et Naiman, 1986), de poissons (Snodgrass et Meffe, 1998), d'amphibiens (Stevens et al., 2007), d'oiseaux forestiers (Aznar et Desrochers, 2008) et de sauvagine (McCall et al., 1996). Les activités du castor constituent en soi un régime de perturbation naturelle qui contribue à accroître l'hétérogénéité du paysage (Cunningham et al., 2006).

Malgré la reconnaissance de son rôle écologique important, le castor est maintenant souvent perçu comme une espèce nuisible (Curtis et Jensen, 2004). En effet, le castor utilise fréquemment les chemins forestiers et les ponceaux comme assise pour la construction de ses barrages, causant par le fait même l'inondation ou la destruction de sentiers, de routes et de forêts à valeur commerciale (Fortin et al., 2001). Les pertes économiques sont importantes et surclassent les revenus associés à la valeur des fourrures sur une base annuelle (Novak, 1987). Au début des années 1980, les dommages liés aux activités du castor aux États-Unis ont été évalués à plus de 75 millions de dollars par année (environ 88 millions CAD) (Miller (1983) dans Novak (1987)) et ils ne sont pas appelés à diminuer en raison de l'accroissement des populations de cette espèce (Fortin et Lizotte, 2007). En effet, après des siècles d'exploitation et une quasi extinction, le castor a certainement repris sa place au sein des forêts d'Amérique du Nord d'aujourd'hui, grâce à de meilleures pratiques d'aménagement et de conservation (Novak, 1987). À titre d'exemple, le bilan d'un inventaire aérien des colonies de castors réalisé de 1989-1994 au Québec a estimé la population totale à plus de 700 000 individus dans la province (Lafond et Pilon, 2004). Les auteurs mentionnent de plus qu'une période de deux ans (1987-1989), durant laquelle la pression de piégeage avait

considérablement diminué en raison de la baisse du prix des fourrures, a été suffisante pour engendrer une hausse de 37% des densités de colonies de castor dans les territoires libres (terres privées et publiques où le piégeage se pratique sans contrainte particulière de récolte) de l'Abitibi-Témiscamingue (Lafond et al., 2003).

Malgré un effort important et une avancée considérable depuis plusieurs années dans la compréhension de l'écologie du castor, de son rôle dans les forêts d'Amérique du Nord et dans le développement de plusieurs modèles de classification et de qualité de son habitat, il y a encore un manque de consensus dans la littérature scientifique quant à l'importance des diverses variables d'habitat et même sur leur identification, tant à l'échelle du peuplement qu'à celle du paysage. Selon Curtis et Jensen (2004), ce manque de consensus entre les auteurs s'expliquerait entre autres par les différences entre les aires d'études et dans la classification des caractéristiques végétales qui ont été mesurées. Cette abondance d'informations souvent contradictoires fait en sorte que les aménagistes, cherchant à atténuer les effets négatifs du castor sur la voirie forestière, peuvent difficilement identifier les zones ou les structures les plus à risque d'être colonisées par cette espèce.

Le principal objectif de cet article est donc d'identifier les facteurs prépondérants les plus fréquemment mentionnés parmi les différentes études liées à la sélection de l'habitat de cette espèce, en tenant compte des différences liées à des considérations méthodologiques ou géographiques. Cette revue de littérature vise ainsi plus spécifiquement à présenter une revue des facteurs affectant l'utilisation de l'habitat par le castor, selon trois grandes catégories: 1) les facteurs d'habitat géomorphologiques, 2) les facteurs d'habitat associés à la disponibilité de nourriture et finalement, 3) les facteurs d'habitat associés aux infrastructures anthropiques.

Méthodologie

Pour faire l'inventaire des études effectuées sur l'habitat du castor, nous avons utilisé des bases de données en ligne telles que *ISI Web of science*, *ScienceDirect* et *JSTOR*, de façon à couvrir autant les archives que les publications récentes (en anglais ou en français) portant spécifiquement sur l'identification des facteurs d'habitats du castor. La recherche a été effectuée à l'aide de mots-clés comme « beaver », « habitat » ou « model ». Afin de dresser la

liste la plus exhaustive possible, nous nous sommes également procuré les thèses et les rapports d'intérêts cités dans les articles scientifiques préalablement acquis dans les bases de données numériques.

Sur plus de 1500 articles traitant du castor et de son habitat en Amérique du Nord, nous avons retenu seulement les études s'étant appliquées à la construction de modèles de classification, de sélection ou d'utilisation de l'habitat du castor, validés à l'aide de données empiriques, et permettant d'identifier et de définir les facteurs d'habitats les plus importants pour cette espèce (tableau 1). Les facteurs d'habitats seront donc décrits en s'appuyant sur les résultats obtenus dans les onze études de modélisation retenues répondant aux critères énoncés. Les indices de qualité de l'habitat publiés uniquement sur la base de revues de littérature ou résultant de la modélisation mathématique ont donc été écartés de cette revue.

Résultats

Parmi les études de modélisation que nous avons retenues, près de la moitié d'entre elles ont modélisé l'habitat du castor en cherchant à prédire la présence ou le nombre de barrages comme variable réponse (tableau 1.1). Les autres études ont plutôt modélisé la densité de colonies ou de sites potentiels pour le castor.

L'aire de répartition du castor chevauche en tout ou en partie 13 des 15 grandes régions écologiques de la Commission de coopération environnementale de l'Amérique du Nord (CCE, 1997). Les 11 études de modélisation analysées ici se retrouvent concentrées dans seulement cinq d'entre elles (figure 1). En débutant par l'Ouest, il y a tout d'abord l'étude de Suzuki et McComb (1998) en Oregon. Leur aire d'étude est située dans les forêts maritimes de la côte occidentale (région 7), une région au climat très humide, dominée par une topographie montagneuse, mais bordée de plaines côtières (CCE, 1997). Immédiatement à l'Est, la région des montagnes boisées du Nord-Ouest (région 6) comprend trois études distinctes, soient celles de Slough et Sadleir (1977), McComb et al. (1990) et Beier et Barrett (1987). Cette région écologique est constituée d'importantes montagnes et de plateaux au climat humide et froid, séparés par de larges vallées et des basses terres au climat aride à subaride (CCE, 1997).

La partie centrale de l'aire de répartition du castor a jusqu'à maintenant été très peu documentée. Une seule étude s'y retrouve (Dieter et McCabe, 1989), laquelle est située dans le Dakota du Sud, dans la région écologique des grandes plaines (région 9). Ce sont essentiellement des prairies au climat subhumide à semi-aride, avec relativement peu de relief (CCE, 1997).

Dans l'est de l'Amérique du Nord, il y a d'abord deux études (Barnes et Mallik, 1997; Cotton, 1990) qui ont eu lieu dans les forêts septentrionales (région 5). Cette région est caractérisée par de vastes forêts boréales, un terrain vallonné et une importante densité de lacs sur le bouclier Canadien (CCE, 1997). Les étés y sont chauds, mais les hivers y sont plutôt longs et froids. Cotton (1990) a modélisé l'habitat du castor dans trois endroits différents au Québec : la première se situe dans la région écologique 5, tandis que les deux autres aires d'études se situent à la limite de la région des forêts tempérées de l'Est (région 8). Cette dernière région regroupe le plus grand nombre d'études sur la modélisation de l'habitat du castor (Cotton, 1990; Curtis et Jensen, 2004; Howard et Larson, 1985; Jakes et al., 2007; Jensen et al., 2001). Elle se distingue par un climat généralement chaud, humide et tempéré, et des forêts relativement denses et diversifiées (CCE, 1997). Le paysage des Appalaches domine le nord-ouest de la région, tandis que la partie centrale alterne entre les plaines et les collines. Les 8 autres régions écologiques où aucune étude de modélisation d'habitat du castor n'a été réalisée couvrent environ 30% de l'aire de répartition du castor. La majeure partie de cette portion du territoire est couverte au nord par la taïga (région 3), où l'abondance de lacs et de milieux humides attirent de nombreuses espèces d'oiseaux nicheurs (CCE, 1997). La portion au sud est principalement couverte par la région des déserts de l'Amérique du Nord (région 10) caractérisée par une végétation dominée par les arbustes et les herbacées (CCE, 1997).

Caractéristiques générales de l'habitat du castor

Quelques caractéristiques générales de l'habitat du castor ayant un potentiel pour décrire son comportement, telles que la superficie minimale d'habitat, les fluctuations de l'apport en eau et le type de cours d'eau, n'ont pas été intégrées aux principales études de modélisation de l'habitat du castor retenues dans le cadre de cette revue de littérature. Elles ont tout de

même été abordées dans quelques autres études descriptives de l'habitat du castor et sont brièvement résumées ici.

Surface minimale d'habitat

La taille du domaine vital d'un castor peut dépendre du sexe, de l'âge, de l'organisation sociale de l'unité familiale, du type d'habitat et des contraintes saisonnières (Baker et Hill, 2003). Une étude radio-téléométrique sur le castor dans la taïga du sud-est du Manitoba a montré qu'une colonie pouvait avoir un domaine vital de 8 ha en été, tandis qu'un castor solitaire pouvait utiliser jusqu'à 18 ha (Wheatley, 1997). Au Wyoming, Collins (1976) a observé des colonies occupant des territoires encore plus importants; l'un d'entre eux s'étendait sur 78 ha. Boyce (1980) a observé un minimum de 0,48 km entre les colonies de castors sur des cours d'eau en Alaska. Allen (1983) a quant à lui assumé dans son modèle de qualité d'habitat qu'un minimum de 0,8 km de cours d'eau ou de 1,3 km² de lac doit être disponible pour pouvoir être colonisé par un castor.

L'effort en approvisionnement de plantes ligneuses par le castor diminue avec la distance par rapport au cours d'eau (Martell et al., 2006) et son comportement correspond aux prédictions du modèle de recherche de nourriture à partir d'un point central (*central place foraging*) (McGinley et Whitham, 1985). Selon des études dendroécologiques réalisées au Lac Georges, dans le Parc des Grands-Jardins (Québec) par Bordage et Fillion (1988), la distance parcourue pour l'approvisionnement serait limitée par les accidents topographiques, c'est à-dire par la facilité de transport du bois. Lorsqu'il occupe un milieu, le castor se dirigera en premier lieu là où les obstacles sont les moins importants et où les espèces préférées sont les plus abondantes (Bordage et Fillion, 1988). Les distances d'approvisionnement utilisées dans les recherches varient beaucoup mais la majorité s'entendent pour dire que le castor va se déplacer principalement dans les premiers 100 m bordant un cours d'eau (Allen, 1983; Jenkins, 1980; McGinley et Whitham, 1985).

Type de cours d'eau

Une faible variation du niveau d'eau est un facteur important pour les castors. Ils arrivent généralement à contrôler la stabilité et la profondeur du cours d'eau par la construction de barrages, mais il se peut qu'un ruisseau ne puisse l'être s'il est trop profond et connaît de trop

grandes fluctuations d'apport en eau (Slough et Sadleir, 1977). Selon Allen (1983), les réservoirs sont également inadéquats pour le castor puisqu'ils sont généralement soumis à un marnage important. Peu d'études de sélection d'habitat se sont attardées à différencier les types de cours d'eau (lacs, rivières, ruisseaux, etc.) et ceux l'ayant fait ont omis de regarder leur disponibilité (Cotton, 1990). Les types de cours d'eau sont difficiles à déterminer (différentes classifications utilisées) et on peut considérer qu'ils sont probablement moins importants comparativement à d'autres facteurs d'habitat (Cotton, 1990). D'après les travaux de Traversy (1976) à la Baie James, les ruisseaux offrent un habitat supérieur à celui des lacs, car la qualité de la végétation y est meilleure et on y retrouve généralement un plus grand nombre de tiges. En fait, Traversy (1976) considère les lacs comme étant plutôt un habitat secondaire de transition. La bordure d'un grand lac doit présenter une certaine diversité physique telle que des baies pour protéger l'habitat du castor des vagues (Allen, 1983). Dans le Parc du Mont-Tremblant, Gingras (1967) a trouvé plusieurs colonies associées à des ruisseaux intermittents où les castors vont simplement abandonner le milieu lorsqu'il s'assèche.

La hiérarchisation de l'ensemble des branches d'un réseau hydrographique permet de caractériser l'importance de chacun des cours d'eau à l'intérieur d'un bassin versant. Au fil des années, de nombreuses classifications de cours d'eau ont été élaborées, mais aucune n'arrive à couvrir tous les types de cours d'eau, ou encore à satisfaire à la fois tous les objectifs recherchés, qu'ils soient du domaine de la géologie, de l'écologie ou de l'ingénierie (Naiman et al., 2005). La classification la plus couramment utilisée est celle de Strahler, fondée sur l'importance croissante des branches du réseau, depuis les ramifications originelles (ordre 1) jusqu'au collecteur principal. Cette classification fait tellement autorité que les chercheurs et aménagistes parlent couramment d'ordre de cours d'eau sans préciser qu'il s'agit de l'ordre de Strahler. Les castors vont généralement construire leurs barrages sur des cours d'eau de 4^e ordre et moins puisque sur des cours d'eau d'ordre supérieur, ils risquent d'être détruits par la montée des eaux et la crue printanière (Naiman et al., 1986). En Oregon, Bruner (1990 dans Suzuki et McComb 1998) ont rapporté que presque tous les barrages construits sur des cours d'eau de 4^e et 5^e ordre sont détruits annuellement.

Facteurs d'habitat géomorphologiques

Gradient du cours d'eau

Le gradient d'un cours d'eau est communément défini comme étant la pente entre les deux extrémités d'un cours d'eau, sur la distance séparant ces deux points. Tous les auteurs ont choisi d'analyser le gradient du cours d'eau dans leurs études, excepté Dieter et McCabe (1989) étant donné que le gradient restait stable tout le long de la rivière Big Sioux, avec des valeurs de gradient de 1 à 2% seulement. Le gradient des cours d'eau est le facteur d'habitat faisant le plus l'unanimité entre les différentes études, autant pour son importance dans l'habitat du castor que pour le sens de la relation (tableau 1.2), où la qualité de l'habitat va diminuer avec l'augmentation du gradient du cours d'eau. Howard et Larson (1985) identifient clairement le gradient comme étant significativement important dans la sélection d'habitat, tout comme Beier et Barrett (1987) où les colonies actives de l'étude étaient situées sur des cours d'eau dont le gradient était significativement plus élevé que les portions non colonisées. Suzuki et McComb (1998) n'ont observé aucun barrage sur des cours d'eau avec un gradient de plus de 10% et ils estiment qu'un gradient de 3% est optimal. Northcott (1964) n'a retrouvé aucune colonie sur des cours d'eau de gradient supérieur à 4%. Dans la réserve faunique Papineau-Labelle au Québec, Cotton (1990) a obtenu une corrélation positive entre la densité de colonies de castor et la densité de cours d'eau entre 2% et 6% de gradient. Elle a également dénoté une corrélation positive dans le Parc de la Gatineau, mais pour des gradients allant de 1% à 10% cette fois.

Les cours d'eau de l'aire d'étude de Jakes et al. (2007), réalisée dans les hautes plaines côtières en Caroline du Sud, présentaient tous des gradients inférieurs à 3%, et où la plupart de ceux de gradient supérieur à 1,5% étaient qualifiés d'intermittents. Dans leur cas, la plage optimale de gradient était donc inférieure à 1,2%. Le gradient était inclus dans le meilleur modèle pour prédire la présence d'un barrage, mais sa contribution à la relation demeurerait plutôt faible. Jakes et al. (2007) ont conclu que l'importance du gradient des cours d'eau et la valeur optimale dans l'habitat du castor sont fortement dépendantes de la variabilité topographique dans la région considérée (Jakes et al., 2007). En effet, dans les paysages relativement plats, où les valeurs de gradient des cours d'eau sont faibles (< 1,5%), le

gradient varie peu et ne représente donc pas un facteur déterminant dans la construction de barrages par les castors (Barnes et Mallik, 1997).

Largeur et profondeur du cours d'eau

La largeur du cours d'eau s'est révélée être un critère important dans l'habitat du castor dans plusieurs des études de modélisation que nous avons analysées, mais elle semble montrer à la fois des effets positifs et négatifs (tableau 1.2). D'abord, la largeur du cours d'eau fait partie du meilleur modèle permettant de prédire la densité maximale de colonies actives par section de cours d'eau dans le Massachusetts (Howard et Larson, 1985) et l'utilisation de l'habitat par le castor dans le bassin de la rivière Truckee au Nevada-Californie (Beier et Barrett, 1987), et dans les deux cas, la relation entre la largeur du cours d'eau et la qualité d'habitat est positive. Dans le cas des trois autres études ayant dénoté l'importance de ce facteur, la relation est cependant inversée. Par exemple, Suzuki et McComb (1998) ont remarqué que la fréquence des barrages était négativement associée à l'augmentation de la largeur des cours d'eau. La profondeur de l'eau a également été analysée dans quelques études (tableau 1.2), mais n'a été retenue comme étant importante que dans deux cas (Beier et Barrett, 1987; Dieter et McCabe, 1989). Un cours d'eau profond couvre les entrées de la hutte, permet la circulation du castor sous l'eau durant l'hiver et lui offre également une meilleure protection face à la prédation (McGinley et Whitham, 1985).

D'après l'analyse de Suzuki et McComb (1998), il y aurait une forte corrélation entre la profondeur et la largeur d'un cours d'eau. Lors des périodes de crues, la force résultante d'un grand volume d'eau peut devenir trop importante pour être maintenue par un barrage sur les cours d'eau larges et profonds (McComb et al., 1990). Un nouveau paramètre liant la profondeur et la largeur moyenne du cours d'eau, l'aire transversale (m^2), a été identifié comme étant très important dans le choix de l'établissement d'un barrage par le castor dans l'étude de Barnes et Mallik (1997), dans le nord de l'Ontario (tableau 1.2).

Taille du bassin versant en amont du barrage

Plusieurs études ont omis d'inclure la taille du bassin versant dans leurs analyses et pourtant, trois des quatre études l'ayant fait ont dénoté son importance (tableau 1.2). Barnes et Mallik (1997) en Ontario et Jakes et al. (2007) en Caroline du Sud ont relevé la taille du

bassin versant en amont comme étant le facteur le plus déterminant dans l'établissement d'un barrage par le castor. Dans les hautes plaines côtières de la Caroline du Sud, les castors étaient plus enclins à construire des barrages sur des cours d'eau dont le bassin versant était de taille moyenne, c'est-à-dire de 1 000 à 5 000 ha (Jakes et al., 2007). Ces derniers expliquent que les petits bassins versants sont peu adéquats pour l'établissement de barrages par le castor à cause des conditions intermittentes des eaux de surface et que les grands bassins versants ne conviennent pas non plus à cause du trop grand débit et d'autres problèmes physiques liés à l'amplitude de décharge. Seuls McComb et al. (1990) n'ont pas relevé l'importance de ce facteur dans leur étude, mais ce serait en raison de la distribution spatiale des barrages caractérisés, puisque 71% des barrages étaient situés dans seulement 8% du bassin versant total de leur aire d'étude (Barnes et Mallik, 1997).

Largeur de la vallée/plaine inondable

Trois études ont intégré la largeur de la vallée ou de la plaine inondable dans leurs analyses, mais seulement Suzuki et McComb (1998) ont conclu que c'était une variable déterminante dans l'habitat du castor (tableau 1.2). Ils n'ont retrouvé aucun barrage dans des vallées de moins de 10 m de largeur et la majorité d'entre eux se trouvaient dans des vallées de 25-30 m de largeur. Northcott (1964) avait également noté que les vallées étroites étaient inadéquates pour le castor. Il explique que le drainage associé à ce type de vallée engendre des sols secs défavorables à la croissance des espèces recherchées par le castor, telles que le peuplier (*Populus* spp.), le saule (*Salix* spp.), l'aulne (*Alnus* spp.) ou le bouleau (*Betula* spp.).

De plus, les cours d'eau à gradient élevé, donc ceux de moindre qualité dans l'habitat pour le castor (tableau 1.2), sont généralement associés à de petites plaines d'inondation (Jakes et al., 2007). Suzuki et McComb (1998) ont en effet décelé une forte corrélation entre la pente riveraine et la largeur de la vallée.

Type de substrat

Le type de substrat a été mesuré de plusieurs manières différentes selon les études, mais seuls Howard et Larson (1985) ont noté son importance dans l'habitat du castor (tableau 1.2). Comme le type de substrat est un indicateur du drainage, Howard et Larson (1985) ont choisi de transformer le type de substrat en classe de drainage. C'est l'un des facteurs les plus

importants dans leur modèle prédictif sur le nombre de colonies actives par km de cours d'eau. En fait, le meilleur habitat selon leur modèle serait un cours d'eau relativement large, de faible gradient, sur un sol très mal drainé. Il est généralement admis que les castors n'ont pas l'habitude d'installer leur barrage sur un substrat rocheux (Slough et Sadleir, 1977) et d'ailleurs, la soustraction des sites ayant un substrat rocheux des sites prédits par le modèle de McComb et al. (1990) améliorerait grandement la performance de celui-ci.

Dans l'étude de Curtis et Jensen (2004), le type de substrat du cours d'eau était fortement corrélé au gradient. En effet, l'argile et le limon sont deux types de substrats souvent utilisés dans la construction des barrages et ils sont communs dans des cours d'eau à faible gradient.

Pente riveraine

La pente riveraine est un facteur d'habitat ayant été analysé par plusieurs auteurs, mais elle s'est avérée importante dans deux cas seulement (Dieter et McCabe, 1989; McComb et al., 1990) (tableau 1.2). Dans l'étude de McComb et al. (1990), la pente riveraine accompagnait le gradient du cours d'eau et le pourcentage du couvert de feuillus (tableau 1.3) dans le meilleur modèle permettant la prédiction du site de construction d'un barrage par le castor, où une pente douce optimisait la qualité du site. La pente riveraine était aussi la plus importante variable physique selon Dieter et McCabe (1989) dans la sélection du site pour y construire une hutte, mais contrairement à l'étude de McComb et al. (1990), une pente forte était préférée par le castor. En fait, c'est que la majorité des huttes de castors le long de la Rivière Big Sioux dans le Dakota du Sud étaient construites en partie à l'intérieur de la rive, plutôt qu'en bordure et entourées d'eau. Les auteurs ont donc supposé que puisque les huttes ont généralement plusieurs entrées sous l'eau, une pente plus abrupte pouvait offrir une profondeur suffisante pour permettre la construction de plus d'une entrée (Dieter et McCabe, 1989). En général, une pente forte permet aussi au castor de s'échapper des prédateurs plus facilement et de transporter les tiges ligneuses avec moins d'effort (Novak, 1987).

Facteurs d'habitat associés à la disponibilité de nourriture

Disponibilité de tiges feuillues et de plantes herbacées ou aquatiques

Le castor se nourrit de plusieurs types de plantes (aquatiques, graminées, herbacées, arbustes, arbres), de plusieurs espèces ainsi que de différentes parties de ces plantes (fleurs, feuilles et rhizomes des plantes aquatiques, et l'écorce, les bourgeons et les feuilles des plantes ligneuses) (Jenkins, 1975). Malgré le fait qu'il soit généraliste, le castor montre certaines préférences qui sont probablement affectées par les variations annuelles et saisonnières dans la qualité nutritionnelle des différentes espèces (Jenkins, 1979). Il préfère la végétation herbacée plutôt que ligneuse lorsqu'elle est disponible, et la taille et l'espèce des tiges sélectionnées va varier avec la distance par rapport à la rive (Jenkins, 1980). L'analyse dendroécologique de Bordage et Fillion (1988) au Lac George (Québec) a révélé une préférence marquée pour le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), suivi du bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) puis du sorbier d'Amérique (*Sorbus americana* Marsh.). Il est clairement reconnu que lorsque présent, le peuplier faux-tremble est l'espèce préférée par le castor et il va être coupé jusqu'à une plus grande distance que les autres espèces. Denney (1952) a dressé un ordre de préférence en Amérique du Nord en se basant sur la littérature. Il liste d'abord le peuplier faux-tremble, le saule (*Salix* spp.), le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.) et l'aulne. Il demeure que le castor peut tout de même très bien survivre sans ses espèces préférées (Jenkins, 1975) et qu'il peut même subsister en mangeant des conifères (Brenner, 1962).

Toutes les études de modélisation que nous avons retenues ont mesuré un ou plusieurs facteurs liés à la disponibilité de nourriture, mais l'accent y a été mis surtout par les études dont la variable réponse portait sur la colonie de castor plutôt que le barrage (tableau 1.3). Le couvert d'arbres feuillus est la variable la plus fréquemment quantifiée et se révèle comme ayant un effet positif dans six des treize aires d'études investiguées. En se basant sur l'ordre de préférence de Denney (1952), Slough et Sadleir (1977) ont mesuré la longueur de rivage dominé par le peuplier faux-tremble et le saule, laquelle est ressortie comme étant la plus significative dans leur modèle prédisant le nombre de sites potentiels pour le castor. Parmi les variables de végétation étudiées par Suzuki et McComb (1998), les couverts d'aulnes rouges

(*Alnus rubra* Bong.) et d'arbustes (négativement corrélés), ainsi que les couverts d'herbacées (positivement corrélés) se sont révélés d'une certaine importance dans l'établissement des barrages de castor. Cotton (1990) a également trouvé que la superficie en végétation décidue était corrélée positivement avec la densité de colonies pour deux de ses aires d'études au Québec. Dans un système dominé par les prairies le long de la rivière Big Sioux dans le Dakota du Sud, Dieter et McCabe (1989) ont évalué le couvert de végétation d'une hauteur de 2 m comme étant très important dans la sélection de l'emplacement de la hutte.

Toutefois, d'après Jenkins (1980), les castors sont si opportunistes que les variables liées à la nourriture deviennent beaucoup moins importantes pour déterminer la qualité de l'habitat que celles reliées au milieu physique et hydrographique. Collins (1976) a trouvé peu de territoires abandonnés dont la cause d'abandon serait une dégradation des ressources alimentaires. Il suppose que la densité potentielle de colonies dans le nord-ouest du Wyoming est d'abord restreinte par la disponibilité d'eau et ensuite, par la distribution des espèces préférées. Dans le même sens, plusieurs études telles que celles de Barnes et Mallik (1997) en Ontario, de Beier et Barrett (1987) au Nevada-Californie, de Howard et Larson (1985) au Massachussets, et de McComb et al. (1990) en Oregon, ont conclu que la présence de nourriture n'était pas un facteur important dans la sélection du site où le castor établit son barrage. Howard et Larson (1985) suggèrent qu'il y a probablement une relation entre les facteurs physiques et la disponibilité de nourriture, et que la disponibilité d'espèces ligneuses serait de seconde importance dans la qualité de l'habitat, excepté au tout début de l'occupation pour les matériaux de construction. En fait, l'altération importante de la composition des communautés de plantes riveraines par l'élimination des espèces préférées va stimuler la croissance des espèces évitées (Barnes et Dibble, 1988) et donnera alors peu d'information sur ce qui se trouvait avant l'établissement du castor (Beier et Barrett, 1987). D'après Barnes et Mallik (1997), l'inondation subséquente à la construction du barrage serait généralement suffisante pour engendrer une densité élevée de plantes herbacées. Les modèles comprenant des variables physiques avec ou sans variables de végétation, résultant des études de Beier et Barrett (1987), de Howard et Larson (1985) et de Suzuki et McComb et al. (1990), ont tous pu expliquer la variance de la sélection des sites pour les barrages, de

l'établissement des colonies et de la longévité, mais pas ceux qui comprenaient uniquement des variables de végétation.

Finalement, les différences dans le type de variables qui décrivaient le mieux la variation des densités observées dans les trois aires d'études de Cotton (1990) semblaient refléter la stabilité de l'habitat. Dans les aires d'études en forêt feuillue mature, la disponibilité de nourriture était plutôt stable et donc ce sont les variables hydrographiques qui ont expliqué la majeure partie de la variation dans les densités de colonies (Cotton, 1990). À l'inverse, ce sont les variables liées à la végétation qui se sont avérées être les plus importantes sur la Côte-Nord au Québec, où la disponibilité de nourriture était plus variable due aux nombreuses perturbations.

Diamètre des tiges

Selon l'étude de Slough (1978), certaines plantes ligneuses telles que l'aune sont récoltées par le castor et utilisées pour la construction des barrages plutôt que comme source de nourriture. Il semble que ce choix d'utilisation soit basé sur la grosseur des troncs plutôt que sur l'espèce de plante (Barnes et Mallik, 1996). Les petites tiges d'aulnes sont généralement abondantes près des berges et sont faciles à couper. C'est une situation idéale pour les castors qui doivent construire rapidement leur barrage pour créer un habitat sécuritaire; le temps que les castors doivent passer sur la berge est moins long, minimisant ainsi le risque de prédation (Barnes et Mallik, 1996). Malgré qu'ils soient les seuls à avoir considéré le diamètre des arbres comme facteur d'habitat, Barnes et Mallik (1997) affirment que les castors vont choisir d'établir leurs barrages dans les sections de cours d'eau où on retrouve une densité élevée de végétation ligneuse de diamètres 1,5 à 4,4 cm, et ce, dans les premiers 10 m au bord de l'eau (tableau 1.3).

Les perturbations naturelles

Seule Cotton (1990) a considéré les feux de forêt dans ses aires d'études (tableau 1.3). La quantité de surface brûlée a été parmi les variables retenues pour décrire la densité de colonies dans son aire d'étude en forêt boréale sur la Côte-Nord, où les perturbations naturelles sont prédominantes par rapport à ses autres aires d'études. Selon Cotton (1990), un feu va causer une diminution à court terme de la disponibilité de nourriture, mais il va en

résulter un accroissement très important de la densité de castors de 10 à 30 ans plus tard. La raison est qu'en forêt boréale, les perturbations telles que le feu et la coupe forestière favorisent l'établissement du peuplier faux-tremble, améliorant ainsi la qualité de l'habitat du castor (Cotton, 1990; Potvin et Breton, 1997; Slough et Sadleir, 1977). La relation entre les castors et la dynamique des feux a été assumée comme étant bénéfique pour le castor (Naiman et al., 1988). Toutefois, une étude en forêt boréale mixte dans le Parc national Elk Island en Alberta a démontré que les bénéfices vont dépendre de plusieurs facteurs comme la fréquence et la sévérité des feux, l'herbivorie et la sécheresse (Hood et al., 2007). En ce qui a trait à l'impact de l'exploitation forestière sur le castor, comme la coupe avec protection de la régénération, les résultats de l'étude de Potvin et Breton (1997) ainsi que ceux de Brunelle et al. (1989) montrent un effet mineur sur l'abondance des colonies de castor, même que des coupes de plus de 5 ans ont montré des densités 2 à 3 fois plus élevées qu'en forêt non perturbée (Brunelle et al., 1989). Le résultat d'une épidémie d'insectes s'attaquant à la canopée peut aussi être favorable au castor en permettant aux jeunes arbres de croître plus rapidement (Cotton, 1990).

Facteurs d'habitat associés aux infrastructures anthropiques

Les ponceaux et les infrastructures routières sont d'intérêt pour les castors, car ils peuvent utiliser la route comme assise et y construire un barrage, maximisant ainsi le potentiel d'inondation avec un minimum d'effort de construction (Jensen et al., 2001). D'ailleurs, les aménagistes forestiers sont généralement dans l'obligation d'enlever systématiquement les barrages de castors près des ponceaux afin d'entretenir les routes ou d'éviter des dommages importants (Flynn, 2006).

Dans l'étude de Jakes et al. (2007), la présence de route sur les ruisseaux était significativement associée à la probabilité de construction d'un barrage. En effet, selon leur meilleur modèle, les castors seraient plus enclins à installer leur barrage sur des portions de ruisseaux traversés par des routes, de faible gradient ($\approx 0,6$ to 1.2%), et dont le bassin versant est d'environ 2 500 ha.

Flynn (2006) a spécifiquement étudié l'association spatiale entre les étangs de castor et les ponceaux en Alberta. Elle a détecté un effet positif de la proximité de ponceaux sur la

l'occurrence des étangs de castor, mais seulement à une échelle de 300 m et sur les cours d'eau de 2^e ordre. En général, les zones inondées par le castor n'étaient pas associées à la présence d'un ponceau, mais fortement liées à des variables telles que le gradient, la proportion de forêt décidue ou l'ordre du cours d'eau. McComb et al. (1990) abondent dans le même sens, la distance par rapport aux infrastructures n'ayant pas varié entre les sites occupés et non occupés par un barrage dans leur étude.

Les facteurs pouvant influencer l'installation d'un barrage par le castor à l'entrée de ponceaux ont été étudiés par Jensen et al. (2001) dans l'état de New York. La grosseur de l'entrée d'un ponceau constituerait la variable la plus influente, suivi du gradient du cours d'eau. Plus l'entrée est petite, plus le cours d'eau va se trouver confiné. La vitesse est ainsi augmentée, générant alors des bruits d'écoulement de l'eau qui vont avoir tendance à attirer les castors (Novak, 1987). Toujours dans les mêmes aires d'études, Curtis et Jensen (2004) se sont plutôt attardés aux facteurs d'habitat influençant l'utilisation de cours d'eau le long des routes. La proportion dépourvue de végétation ligneuse autour de la route s'est avérée être la variable la plus influente sur l'occupation du castor (dans les 200 m). Dans le modèle sont aussi intégrés le gradient et la largeur du cours d'eau. Ainsi, selon leurs résultats, un milieu bordant une route dans l'état de New York a peu de chance d'être colonisé par un castor lorsque le gradient du cours d'eau est plus grand que 3% et lorsque plus de 50% du milieu est dépourvu de végétation ligneuse. Toutefois, la disponibilité de nourriture ne semble pas un bon facteur permettant de prédire l'occupation du castor près des routes (Jensen et al., 2001). Martell (2004) a même remarqué qu'il y avait significativement moins de recherche de nourriture dans les endroits occupés par le castor près des routes malgré une composition forestière similaire, et a conclu que les castors n'utilisent pas leur habitat près des routes de la même façon qu'ils le feraient naturellement en forêt.

Discussion

Étant donné l'importance et les impacts du castor en Amérique du Nord, plusieurs scientifiques se sont déjà appliqués à définir et modéliser la sélection ou l'utilisation d'habitat de cette espèce. Un nombre impressionnant de facteurs ont été considérés dans les différents modèles et, surtout, une importante variabilité perdure en ce qui concerne les variables les

plus significatives. Malgré cette variabilité, le gradient du cours d'eau ressort clairement comme étant l'un des facteurs les plus déterminants selon les études analysées dans cet article (tableau 1.2). Tous les auteurs s'entendent également pour dire que la qualité de l'habitat diminue avec l'augmentation du gradient. Toutefois, cette variable à elle seule ne peut suffire à prédire la qualité d'un site pour la construction d'un barrage par le castor (McComb et al., 1990). Comme McComb et al. (1990) le mentionnent, la relation entre la construction d'un barrage et le gradient du cours d'eau pourrait être influencée par l'aire transversale du cours d'eau. Barnes et Mallik (1997) avaient d'ailleurs identifié l'aire transversale du cours d'eau comme étant déterminante dans l'établissement d'un barrage par le castor. Malgré que la largeur et la profondeur du cours d'eau ont souvent été notées comme importantes, il existe une certaine variabilité entre les études dans l'interprétation de leur relation avec la qualité de l'habitat, sans compter une tendance à la corrélation entre les deux facteurs (Suzuki et McComb, 1998). Mais pour des fins de modélisation, Jakes et al. (2007) suggèrent que la mesure de la taille du bassin versant pourrait représenter efficacement ses corrélats tels que la largeur ou la profondeur des cours d'eau, qui sont de toute évidence directement pris en compte par les castors lors de l'établissement des barrages. Les autres facteurs géomorphologiques, tels que la pente riveraine et le substrat, ne sont probablement pas déterminants dans l'habitat du castor selon la liste des études de modélisation d'habitat du castor analysées. Leur importance semble secondaire et relative au contexte régional. Ainsi, les huttes construites directement sur la rive dans l'étude de Dieter et McCabe (1989) au Dakota semblent définitivement être un cas d'exception.

En ce qui concerne les facteurs d'habitat associés à la disponibilité de nourriture (tableau 1.3), leur importance dans la sélection d'habitat par le castor est encore ambiguë. D'abord, certaines études n'ont pas considéré la végétation présente avant la construction de barrages ou l'établissement des colonies de castor. C'est le cas de Suzuki et McComb (1998) et selon eux, cela pourrait expliquer pourquoi leurs variables de végétation n'étaient pas de bons prédicteurs des sites potentiels pour la construction de barrages. Barnes et Mallik (1997) se sont quant à eux assurés d'échantillonner le type de végétation que l'on retrouvait préalablement à la construction des barrages. L'importance de la végétation a alors été détectée, mais seulement par rapport au diamètre des tiges. Ces résultats concordent avec la

supposition d'Howard et Larson (1985) qui suggèrent que les tiges ligneuses sont principalement importantes au tout début de l'installation, lorsqu'elles sont utilisées comme matériaux de construction.

Howard et Larson (1985) abordent également un élément important de la relation entre les facteurs d'habitats géomorphologiques et la disponibilité de nourriture: la différence entre les régions nordiques et celles situées plus au sud. Selon eux, si les castors de latitudes sud peuvent continuer de se nourrir de plantes aquatiques durant l'hiver, alors les facteurs d'habitats hydriques liés à une croissance suffisante de la végétation durant l'été devraient influencer considérablement la disponibilité de nourriture (Howard et Larson, 1985). Ils suggèrent donc fortement d'inclure une mesure de la disponibilité de nourriture herbacée dans les modèles construits en région où les castors n'emmagasinent pas de réserve alimentaire ligneuse pour l'hiver. En revanche, dans les régions nordiques, la disponibilité de nourriture ligneuse devrait probablement être plus importante. Mais encore là, selon ces auteurs, d'autres études sont nécessaires pour savoir si les castors utilisent la végétation aquatique sous la glace l'hiver afin de mieux estimer l'importance relative de la végétation herbacée et ligneuse comme ressources alimentaires hivernales.

Il est difficile de tirer des conclusions sur l'effet de la présence d'infrastructures dans la sélection ou l'utilisation de l'habitat par le castor à partir des études de modélisation antérieures. En effet, seulement deux études ont considéré les infrastructures telles que les routes dans leurs modèles (Jakes et al., 2007; McComb et al., 1990), et leurs conclusions diffèrent: la présence de routes améliorerait significativement le modèle prédisant la construction d'un barrage dans le modèle de Jakes et al. (2007), tandis que dans le cas de McComb et al. (1990), les ponceaux des chemins forestiers ne semblent pas influencer l'installation d'un barrage de castor en tant que tel. Selon McComb et al. (1990), une colonie de castors s'installera près d'une infrastructure si tous les facteurs d'habitats requis sont rencontrés. Les facteurs d'habitat sont approximativement les mêmes qu'en milieu naturel, comme le gradient et la largeur du cours d'eau (Curtis et Jensen, 2004; Jensen et al., 2001). La disponibilité de nourriture n'est toujours pas un facteur important, mais une proportion élevée de l'habitat dépourvue de végétation ligneuse aurait tendance à diminuer la qualité d'un milieu près d'une route pour le castor (Curtis et Jensen, 2004). Un contrôle préventif de

l'installation du castor près des routes par la réduction du couvert des arbres feuillus devrait tout de même être considéré avec précaution car il pourrait y avoir des effets sur la stabilité riveraine, l'apport organique et la régulation de température des cours d'eau (Flynn, 2006).

Certains auteurs ont mentionné que les modèles prédictifs de l'habitat du castor devraient être développés individuellement ou encore révisés dans les régions où la géomorphologie diffère de leur aire d'étude (Barnes et Mallik, 1997; Jakes et al., 2007; Suzuki et McComb, 1998). Les résultats de notre revue de littérature ne font pas ressortir de distinction claire entre les différentes régions étudiées en ce qui concerne l'identification des facteurs d'importance et leur relation avec l'habitat du castor. Il est toutefois intéressant de souligner que les facteurs d'importance dans les études de modélisation dont la variable réponse réfère au barrage sont essentiellement des facteurs d'habitat géomorphologiques (tableau 1.2). Seul le modèle de McComb et al. (1990) inclut le couvert feuillu (tableau 1.3). Barnes et Mallik (1997) ont également trouvé qu'un faible diamètre des tiges était déterminant, mais ce dernier facteur réfère à l'utilisation de ces tiges comme matériaux de construction de barrages plutôt qu'à la disponibilité de nourriture. L'importance du groupe des facteurs d'habitat associés à la disponibilité de nourriture a donc été identifiée principalement par les études modélisant les colonies de castor. Par contre, les caractéristiques de la végétation riveraine nécessitent généralement une récolte de données sur le terrain et sont donc plus difficiles à incorporer dans les modèles prédictifs élaborés pour de grands territoires (Jakes et al., 2007). L'étude de Jakes et al. (2007) a été effectuée à l'échelle du bassin versant, sur le site de la rivière Savannah en Caroline du Sud. C'est d'ailleurs la seule ayant été effectuée à partir de données provenant uniquement de photos aériennes et de systèmes d'information géographique et ils n'ont pas été en mesure de tenir compte d'aucun facteur de disponibilité de nourriture à partir de leurs données.

À partir de la revue des onze principales études de modélisation de l'habitat du castor en Amérique du Nord, nous pouvons conclure que l'identification des facteurs d'habitat clés dans l'habitat du castor variera principalement en fonction: (1) des caractéristiques géomorphologiques de la région, (2) de l'élément réponse modélisé, soit le barrage ou la colonie de castor, et (3) de l'échelle à laquelle est réalisée l'étude. En regard de ce dernier aspect, les efforts ont été particulièrement investis dans les études et les modèles à des

échelles plutôt locales. Tel que mentionné précédemment, la majorité des modèles élaborés à l'échelle locale nécessitent une récolte de données sur le terrain, un exercice généralement coûteux en temps et en argent, et n'encourageant pas leur utilisation dans des contextes d'aménagement forestier, d'aménagement du territoire ou d'aménagement de la faune. Aujourd'hui, la disponibilité et la qualité des données populationnelles et d'habitat sous format numérique, couplés à une accessibilité grandissante aux outils géomatiques de pointe, permettent la modélisation spatiale sur de vastes territoires. Compte tenu de l'importance pour la faune aviaire des étangs influencés par le castor (Aznar et Desrochers, 2008; Rempel et al., 1997), il nous apparaît bien à propos que des études futures visent à élaborer des modèles prédictifs spatialisés, fiables et pratiques permettant l'aménagement de l'habitat du castor sur de vastes territoires. Par exemple, des cartes des milieux humides sous l'influence ou à fort risque d'utilisation par le castor, élaborées pour des territoires à l'échelle de grands bassins versants ou de régions géomorphologiquement homogènes, seraient utiles dans des contextes de planification de l'aménagement forestier, d'aménagement du territoire ou d'aménagement de la faune.

Remerciements

Nous remercions Christian Dussault, Martin-Hugues Saint-Laurent, Osvaldo Valeria et Geneviève Tremblay pour avoir commenté une version antérieure de ce manuscrit. Ce projet de recherche a été financé par le Plan conjoint sur le Canard noir, l'initiative boréale canadienne, le Plan conjoint sur les habitats de l'Est, Canards Illimités Canada et la Fondation de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. Julie Labbé a bénéficié d'une bourse de maîtrise à incidence industrielle BMP-Innovation accordée par les Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies et le Conseil de recherche en sciences et génie du Canada.

Références

- Allen, A.W. 1983. Habitat suitability index models: Beaver. U.S. Fish Wildlife Service. FWS/OBS-82/10.30 Revised.
- Aznar, J.-C., et Desrochers, A. 2008. Building for the future: abandoned beaver ponds promote bird diversity. *Ecoscience* **15**: 250-257.
- Baker, B.W., et Hill, E.P. 2003. Beaver (*Castor canadensis*). Dans *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Second Edition. *Édité par* G.A. Feldhamer, B.C. Thompson, et J.A. Chapman. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. pp. 288-290.
- Barnes, D.M., et Mallik, A.U. 1996. Use of woody plants in construction of beaver dams in northern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* **74**: 1781-1786.
- Barnes, D.M., et Mallik, A.U. 1997. Habitat factors influencing beaver dam establishment in a Northern Ontario watershed. *The Journal of Wildlife Management* **61**(4): 1371-1377.
- Barnes, W.J., et Dibble, E. 1988. The effects of beaver in riverbank forest succession. *Canadian Journal of Botany* **66**: 40-44.
- Beier, P., et Barrett, R.H. 1987. Beaver habitat use and impact in Truckee River Basin, California. *The Journal of Wildlife Management* **51**(4): 794-799.
- Bordage, G., et Fillion, L. 1988. Analyse dendroécologique d'un milieu riverain fréquenté par le castor (*Castor canadensis*) au Mont du Lac-Des-Cygnés (Charlevoix, Québec). *Le Naturaliste Canadien* **115**(2): 117-124.
- Boyce, M.S. 1980. Habitat ecology of an unexploited population of beavers in interior Alaska. Dans *Worldwide furbearer conference proceedings*. Frostburg, Maryland USA. *Sous la direction de* J.A. Chapman et D. Pursley.
- Brenner, F.J. 1962. Foods consumed by beavers in Crawford County, Pennsylvania. *The Journal of Wildlife Management* **26**(7): 104-107.
- Brunelle, J., Bernard, M., et Labonté, B. 1989. Impact des coupes forestières et abondance du castor dans la région de Waswanipi-Matagami. Dir. rég. Nouveau-Québec, Ministère Loisir, Chasse et Pêche. Rap. dac.
- CCE. 1997. Ecological regions of North America, toward a common perspective. Commission for Environmental Cooperation, Communications and Public Outreach Department of the CEC Secretariat.
- Collins, T.C. 1976. Population characteristics and habitat relationships of beaver, *Castor canadensis* in northwest Wyoming. Ph.D. Diss., Department of Zoology and Physiology, Univ. Wyoming, Laramie.
- Cotton, F.E. 1990. Potential Beaver Colony Density in Parts of Quebec. M.S. Thesis, Fisheries and Wildlife Sciences, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia.

- Cunningham, J.M., Calhoun, A.J.K., et Glanz, W.E. 2006. Patterns of beaver colonization and wetland change in Acadia National Park. *Northeastern Naturalist* **13**(4): 583-596.
- Curtis, P.D., et Jensen, P.G. 2004. Habitat features affecting beaver occupancy along roadsides in New York State. *The Journal of Wildlife Management* **68**(2): 278-287.
- Denney, R.N. 1952. A summary of North American beaver management, 1946-1948. Colo. Game Fish Dept. Rep. 28.
- Dieter, C.D., et McCabe, T.R. 1989. Factors Influencing Beaver Lodge-site Selection on a Prairie River. *American Midland Naturalist* **122**(2): 4.
- Flynn, N.J. 2006. Spatial associations of beaver ponds and culverts in boreal headwater streams. M.Sc. Thesis, Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Alberta (Canada).
- Fortin, C., Laliberté, M., et Ouzilleau, J. 2001. Guide d'aménagement et de gestion du territoire utilisé par le castor au Québec. Fondation de la faune du Québec, Ste-Foy, Québec. 112 p.
- Fortin, C., et Lizotte, M. 2007. Castors, routes et chemins de fer: une problématique méconnue. *In Vivo* **27**(2): 8-10.
- Gingras, J. 1967. Étude de l'écologie du castor dans la région du lac Monroe, Parc du Mont-Tremblant. P. Québec. Mém. M.Sc., Département de biologie, Faculté des sciences, Université de Montréal, Montréal.
- Hood, G.A., Bayley, S.E., et Olson, W. 2007. Effects of prescribed fire on habitat of beaver (*Castor canadensis*) in Elk Island National Park, Canada. *Forest Ecology and Management* **239**: 200-209.
- Howard, R.J., et Larson, J.S. 1985. A stream habitat classification system for beaver. *The Journal of Wildlife Management* **49**(1): 19-25.
- Jakes, A.F., Snodgrass, J.W., et Burger, J. 2007. *Castor canadensis* (Beaver) Impoundment Associated with Geomorphology of Southeastern Streams. *Southeastern Naturalist* **6**(2): 271-282.
- Jenkins, S.H. 1975. Food Selection by Beavers: A Multidimensional Contingency Table Analysis. *Oecologia* **21**: 157-173.
- Jenkins, S.H. 1979. Seasonal and year-to-year differences in food selection by beavers. *Oecologia* **44**: 112-116.
- Jenkins, S.H. 1980. A size-distance relation in food selection by beavers. *Ecology* **61**(4): 740-746.
- Jensen, P.G., Curtis, P.D., Lehnert, M.E., et Hamelin, D.L. 2001. Habitat and structural factors influencing beaver interference with highway culverts. *Wildlife Society Bulletin* **29**(2): 654-664.
- Lafond, R., et Pilon, C. 2004. Abondance du castor (*Castor canadensis*) au Québec. Bilan d'un programme d'inventaire aérien. *Le Naturaliste Canadien* **128**(1): 43-51.

Lafond, R., Pilon, C., et Leblanc, Y. 2003. Bilan du plan d'inventaire aérien des colonies de castors au Québec (1989-1994). Société de la faune et des parcs du Québec, Direction du développement de la faune.

Martell, K.A. 2004. Patterns of riparian disturbance in Alberta's boreal mixedwood forest: beavers, roads, and buffers. M.Sc. Thesis, Conservation Biology - Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Alberta.

Martell, K.A., Foote, A.L., et Cumming, S.G. 2006. Riparian disturbance due to beavers (*Castor canadensis*) in Alberta's boreal mixedwood forests: Implications for forest management. *Ecoscience* **13**(2): 164-171.

McCall, T.C., Hodgman, T.P., Diefenbach, D.R., et Jr., R.B.O. 1996. Beaver populations and their relation to wetland habitat and breeding waterfowl in Maine. *Wetlands* **16**(2): 163-172.

McComb, W.C., Sedell, J.R., et Buchholz, T.D. 1990. Dam-site selection by beavers in an eastern Oregon Basin. *Great Basin Naturalist* **50**(3): 273-281.

McDowell, D.M., et Naiman, R.J. 1986. Structure and function of a benthic invertebrate stream community as influenced by beaver (*Castor canadensis*). *Oecologia* **68**: 481-489.

McGinley, M.A., et Whitham, T.G. 1985. Central place foraging by beavers (*Castor canadensis*): a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (*Populus fremontii*). *Oecologia* **66**: 558-562.

Naiman, R.J., Décamps, H., et McClain, M.E. 2005. *Riparia; Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier Academic Press, California, USA. 430p.

Naiman, R.J., Johnston, C.A., et Kelley, J.C. 1988. Alteration of North American streams by beaver. *BioScience* **38**(11): 753-762.

Naiman, R.J., Melillo, J.M., et Hobbie, J.E. 1986. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology* **67**(5): 1254-1269.

Northcott, T.H.A. 1964. An investigation of the factors affecting carrying capacity of selected areas in Newfoundland for the beaver, (*Castor canadensis caecator* Bangs, 1913). M.Sc. Thesis, Memorial University of Newfoundland, St-John's, Newf.

Novak, M. 1987. Beaver. *Dans Wild Furbearer Management and Conservation in North America*. Edité par M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard, et B. Malloch. Ontario Trappers Association, North Bay, Canada. pp. 283-312.

Patterson, B.D., Ceballos, G., Sechrest, W., Tognelli, M.F., Brooks, T., Luna, L., Ortega, P., Salazar, I., et Young, B.E. 2007. Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere, version 3.0. NatureServe, Arlington, Virginia, USA.

Potvin, F., et Breton, L. 1997. Abondance des colonies de castor avant et après coupe à blanc de type CPR en Abitibi-Témiscamingue. Direction de la faune et des habitats, Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec.

Rempel, R.S., Abraham, K.F., Gadawski, T.R., Gabor, S., et Ross, R.K. 1997. A simple wetland habitat classification for boreal forest waterfowl. *Journal of Wildlife Management* **61**(3): 746-757.

Slough, B.G. 1978. Beaver food cache structure and utilization. *The Journal of Wildlife Management* **42**(3): 644-646.

Slough, B.G., et Sadleir, R.M.F.S. 1977. A land capability classification system for beaver (*Castor canadensis* Kuhl). *Canadian Journal of Zoology* **55**: 1324-1335.

Snodgrass, J.W., et Meffe, G.K. 1998. Influence of beavers on stream fish assemblages: effects of pond age and watershed position. *Ecology* **79**(3): 15.

Stevens, C.E., Paszkowski, C.A., et Foote, A.L. 2007. Beaver (*Castor canadensis*) as a surrogate species for conserving anuran amphibians on boreal streams in Alberta, Canada. *Biological Conservation* **134**: 13.

Suzuki, N., et McComb, W.C. 1998. Habitat classification models for beaver (*Castor canadensis*) in the streams of the Central Oregon Coast Range. *Northwest Science* **72**(2): 102-110.

Traversy, N. 1976. Étude de l'habitat du castor à la Baie James - II. Les ruisseaux. Service de la Recherche Biologique, Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche du Québec. Rapport 82627.

Wheatley, M. 1997. Beaver, *Castor canadensis*, home range size and patterns of use in the taiga of southeastern Manitoba: II. Sexe, age and family status. *Canadian Field-Naturalist* **111**(2): 217-222.

Tableau 1.1. Études de modélisation de l'habitat du castor retenues.

Code	Auteurs	Aire d'étude	Système hydrographique de l'étude	Type de végétation/ Région écologique	Densité de colonies (par km)	Variable réponse de l'étude
1	Suzuki et McComb (1998)	Bassin Drift Creek, Oregon (comté Lincoln)	Bassin de 179 km ² , étude sur 65 km de cours d'eau	Forêts maritimes de la côte occidentale	2,6	Nombre de sites potentiels pour barrage par section rivière
2	Slough et Sadleir (1977)	Nord Colombie-Britannique	45 sections de ruisseaux (145 km)	Montagnes boisées du Nord-Ouest		Nombre de sites potentiels par section
		Nord Colombie-Britannique	136 lacs (1830 km de rives)	Montagnes boisées du Nord-Ouest		Nombre de sites potentiels par lac
3	McComb et al. (1990)	Basin Long Creek, Oregon (est)	Bassin inférieur à 750 ha (98 km de cours d'eau)	Steppes arbustives/ Montagnes boisées du Nord-Ouest	0,14	Présence/absence de barrages
4	Beier et Barrett (1987)	Bassin rivière Truckee, Nevada, Californie	Bassin de 600 km ² , 153 km cours d'eau	Forêt coniférienne mixte/ Montagnes boisées du Nord-Ouest		Présence de colonies (sites actifs, abandonnés et potentiels)
5	Dieter et McCabe (1989)	Big Sioux, Dakota du Sud	45 km de la rivière Big Sioux (gradient de 1-2%)	Prairie/ Grandes plaines		Présence/absence de huttes
6	Barnes et Mallik (1997)	Bassin rivière Swanson, Nord Ontario	Bassin de 238 km ² (200 km de cours d'eau)	Forêt boréale/ Forêts septentrionales		Présence de barrages (sites actifs, abandonnés, inoccupés)

Code	Auteurs	Aire d'étude	Système hydrographique de l'étude	Type de végétation/ Région écologique	Densité de colonies (par km)	Variable réponse de l'étude
7a	Cotton (1990)	Côte-Nord, Québec	Cours d'eau situés 49 unités de piégeages	Forêt boréale/ Forêts septentrionales		Densité de colonies (par 4km ²)
7b	Cotton (1990)	Réserve faunique Papineau-Labelle, Québec	471 sections de cours d'eau (82 km de cours d'eau)	Forêt feuillue mature/ Forêts tempérées de l'Est	0,82	Densité de colonies (par 4km ²)
7c	Cotton (1990)	Parc de la Gatineau, Québec	372,5 km de cours d'eau	Forêt feuillue mature/ Forêts tempérées de l'Est	0,98	Densité de colonies (par 4km ²)
8	Jensen et al. (2001)	Nord et Sud de l'État de New York	Écozone plaine du St-Laurent (4 514 km ²) et écozone du plateau des Appalaches (32 212 km ²)	Feuillus nordiques/ Forêts tempérées de l'Est	St-Laurent: 0,38 à 0,56/km ² et Appalaches: 0,09 à 0,24/km ²	Présence de barrage dans les ponceaux
9	Curtis et Jensen (2004)	Nord et Sud de l'État de New York	Écozone plaine du St-Laurent (4 514 km ²) et écozone du plateau des Appalaches (32 212 km ²)	Feuillus nordiques/ Forêts tempérées de l'Est		Présence de barrage jusqu'à 200 m de la route
10	Howard et Larson (1985)	Péninsule Prescott, Massachusetts	Aire de 60 km ² , bassin plus petit de 750 ha, cours d'eau inférieurs à 8 m	Forêt mixte/ Forêts tempérées de l'Est	0,83	Densité de colonies
11	Jakes et al. (2007)	Savannah River Site, Hautes plaines côtières, South Carolina	291 km de cours d'eau (gradient < 3%) dans une aire de 80 000 ha, bassin du 3 ^e ordre	Hautes plaines côtières/ Forêts tempérées de l'Est		Présence/ absence de barrages

Tableau 1.2. Relation entre les facteurs géomorphologiques et l'habitat du castor selon les études de modélisation retenues; facteurs significatifs (+++ ou --- selon le sens de la relation), non significatifs (ns) ou non analysés (n/a.).

Code	Variable réponse de l'étude	Gradient du cours d'eau (%)	Largeur du cours d'eau (m)	Profondeur cours d'eau (m)	Taille du bassin versant (ha)	Largeur de la vallée/plaine inondable (m)	Type de substrat	Pente riveraine (%)
1	Nombre de sites potentiels pour barrage par section rivière	(---)	(---)	ns	n/a	(+++)	n/a	ns
2	Nombre de sites potentiels par section	(---)	(---)	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
	Nombre de sites potentiels par lac	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
3	Présence/absence de barrages	(---)	ns	ns	ns	ns	ns	(---)
4	Présence de colonies (sites actifs, abandonnés et potentiels)	(---)	(+++)	(+++)	n/a	n/a	n/a	ns
5	Présence/absence de huttes	n/a	ns	(+++)	n/a	n/a	n/a	(+++)
6	Présence de barrages (sites actifs, abandonnés et inoccupés)	ns	(---) Section transversale du cours d'eau (m ²)		(---)	n/a	n/a	ns

Code	Variable réponse de l'étude	Gradient du cours d'eau (%)	Largeur du cours d'eau (m)	Profondeur cours d'eau (m)	Taille du bassin versant (ha)	Largeur de la vallée/plaine inondable (m)	Type de substrat	Pente riveraine (%)
7a	Densité de colonies (par 4km ²)	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
7b	Densité de colonies (par 4km ²)	(+++) Densité cours d'eau de gradient entre 2-6%	ns	n/a	n/a	n/a	n/a	ns
7c	Densité de colonies (par 4km ²)	(+++) Densité de cours d'eau de gradient entre 1-10%	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
8	Présence de barrage dans les ponceaux	(---)	ns	ns	n/a	n/a	ns	ns Présence/ absence pente < 0%
9	Présence de barrage jusqu'à 200 m de la route	(---)	(---)	ns	n/a	n/a	ns	ns Présence/ absence pente < 0%
10	Densité de colonies	(---)	(+++)	n/a	(+++)	n/a	(+++)	n/a
11	Présence/ absence de barrages	(---)	n/a	n/a	(---) ²	ns	n/a	n/a

Tableau 1.3. Relation entre les facteurs associés à la disponibilité de nourriture et l'habitat du castor selon les études de modélisations retenues; facteurs significatifs (+++ ou --- selon le sens de la relation), non significatifs (ns) ou non analysés (n/a).

Code	Variable réponse de l'étude	Canopée totale (%)	Couvert d'espèces d'arbres feuillus	Couvert d'espèces arbustives	Couvert d'herbacées, de plantes aquatiques	Couvert d'espèces d'arbres résineux	Diamètre des tiges	Proportion sans végétation	Feux de forêt
1	Nombre de sites potentiels pour barrage par section rivière	ns	ns	(---)	(+++)	ns	n/a	ns	n/a
2	Nombre de sites potentiels par section	n/a	(+++) Longueur de la rive occupée par <i>Populus tremuloides</i>	(+++)	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
2	Nombre de sites potentiels par lac	n/a	(+++) Longueur de la rive occupée par <i>Populus tremuloides</i>	(+++)	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
3	Présence/absence de barrages	ns	(+++)	ns	ns	ns	n/a	n/a	n/a
4	Présence de colonies (sites actifs, abandonnés et potentiels)	n/a	ns	ns	ns	ns	n/a	ns	n/a
5	Présence/absence de huttes	(+++)	(+++) Couvert horizontal à 1m et à 2 m du sol	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a

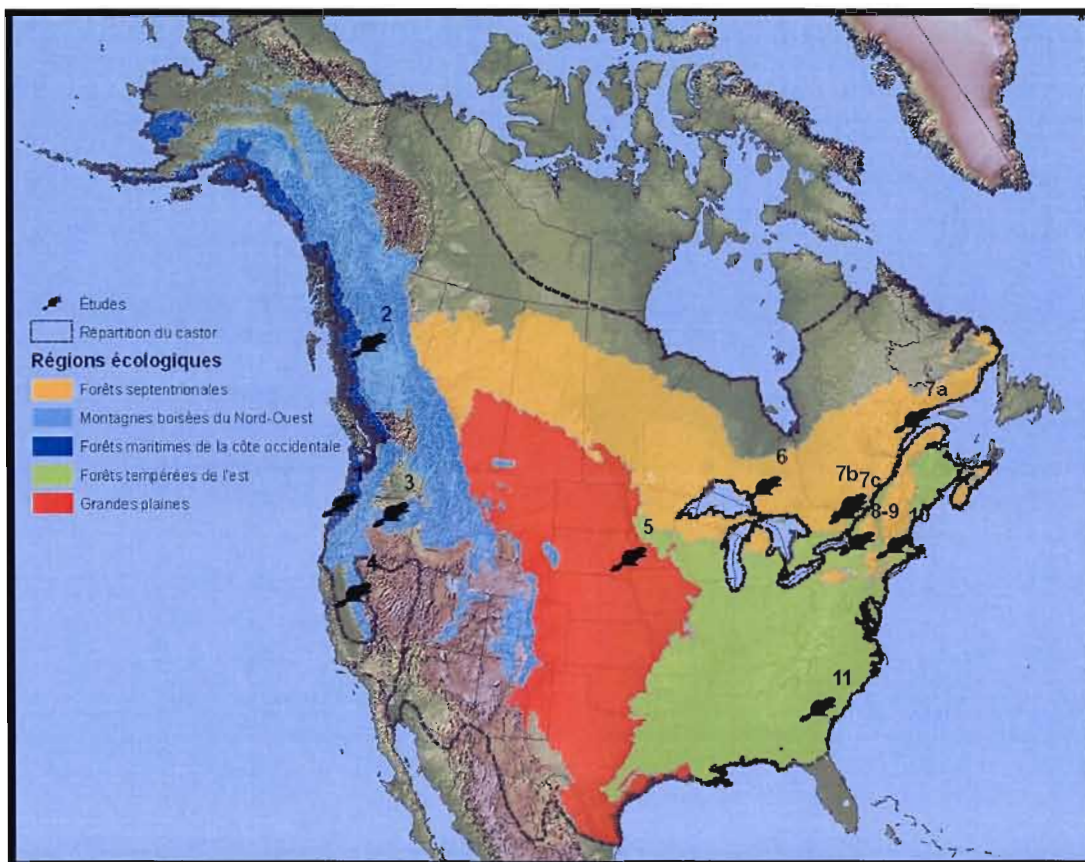


Figure 1.1. Aire de répartition du castor (*Castor canadensis* Kuhl) en Amérique du Nord (Patterson et al., 2007) et localisation des principales études de modélisation de l'habitat du castor (tableau 1.1), selon les régions écologiques de l'Amérique du Nord (CCE, 1997). Les numéros réfèrent aux études de modélisation (tableau 1.1) : (1) Suzuki et McComb (1998), (2) Slough et Sadleir (1977), (3) McComb et al. (1990), (4) Beier et Barrett (1987); (5) Dieter et McCabe (1989), (6) Barnes et Mallik (1997), (7a) Cotton (1990), Côte-Nord, (7b) Cotton (1990), Réserve Papineau-Labelle, (7c) Cotton (1990), Parc Gatineau, (8) Jensen et al. (2001), (9) Curtis et Jensen (2004), (10) Howard et Larson (1985), et (11) Jakes et al. (2007).

CHAPITRE 2

Factors affecting abundance of beaver dams in Quebec forested landscapes

Julie Labbé

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

and Ducks Unlimited Canada (DUC),

710 rue Bouvier, suite 260, Québec (Qc) G2J 1C2

Marcel Darveau

Ducks Unlimited Canada, 710 rue Bouvier, suite 260, Québec (Qc) G2J 1C2

and Université Laval

Louis Imbeau

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda (Qc) J9X 5E4

Author for correspondence:

Julie Labbé

710 rue Bouvier, suite 260, Québec (Qc) G2J 1C2.

Phone: 418-623-1650 extension 16

Fax: 418-623-0420

j_labbe@ducks.ca

Abstract

The importance and impacts of beaver in North American boreal forests are undeniable. This innate engineer is a natural disturbance agent that contributes to landscape heterogeneity. Despite its importance, its distribution is still poorly understood, particularly in the boreal forest. Consequently, this study aimed at understanding the spatial distribution of beaver dams in Quebec's forests at the landscape scale (25 km²). The study area, covering over 300,000 km², was sampled using 1,025 plots 25 km² systematically distributed over 257 provincial forestry maps. Based on habitat factors and number of dams extracted from forestry maps, we modeled beaver dam density for the whole study area, and in each of the four main ecoregions within it (Appalachians, Meridional Laurentians, Central Laurentians, and Abitibi and James Bay Lowlands). Habitat factors were classified into three categories corresponding to three hypotheses: (1) factors that influence dam building (mean stream gradient, mean bank slope, covers of alder and fine deposits), (2) factors related to food availability (hardwood and non forested land covers), and (3) those attributable to human presence (number of road/stream intersections). Models for the whole study area showed that mean stream gradient was the first factor influencing dam building, followed by habitat factors related to beaver foraging. Models by ecoregions revealed that in the northern parts of the study area where deciduous stands become less prevalent (Central Laurentians and Abitibi and James Bay Lowlands), food availability became the main factor driving beaver habitat selection at the landscape level. We conclude that such regional variation in factors affecting dam distribution patterns should be taken into account not only when establishing beaver management plans, but also in the case of many other wildlife species that depend on beaver-created habitat in North American boreal forests.

Introduction

As both an ecosystem engineer (Jones et al., 1994) and a keystone species (Johnston et Naiman, 1990), the North American beaver (*Castor canadensis*) can alter and influence considerable landscape proportions (Naiman et Melillo, 1984). By its constructions, beaver modifies and creates wetlands and significantly changes the riparian ecosystem structure and dynamic (Fortin et al., 2001). Wetlands created by beavers are important landscape features in forest ecosystems, not only because they occupy an essential position in the exchanges between terrestrial and aquatic environments, but also because they provide important habitats for several wetland-dependent species such as fish (Snodgrass et Meffe, 1998), amphibians (Stevens et al., 2007), waterfowl (McCall et al., 1996), and even forest birds (Aznar et Desrochers, 2008).

With the ability of beaver to alter habitat conditions to meet its needs, populations inhabit a variety of habitats in North America, from northern Canada to northern Mexico (Baker et Hill, 2003). Despite significant progress over recent years in the understanding of beaver ecology, of its role in North American forests and in the development of many regional habitat quality models, there is a lack of consensus about the identification of essential beaver habitat factors affecting its distribution at the landscape scale (J. Labbé, L. Imbeau and M. Darveau, in prep.; see chapter 1 of this MSc thesis). With this amount of information from various areas often apparently inconsistent, managers cannot easily predict beaver abundance or areas of high-quality habitats and consequently, habitats for several other species that are using beaver ponds.

In this study, we focused our research on determining habitat factors affecting the abundance of beaver dams and how their importance varies at two different spatial scales, namely (1) a ~300,000-km² area embracing most of the Quebec forested landscapes and (2) each of the four main ecoregions that intersect it. We previously made a literature review relative to spatial modeling of beaver habitat (J. Labbé, L. Imbeau and M. Darveau, in prep.; see chapter 1) and retained eleven modeling studies conducted in North America. We selected only the studies which constructed beaver habitat classification, selection or use models, validated the models with empirical data, and identified the most significant habitat

factors for this species. Based on this literature review, we elaborated four biological hypotheses to explain the spatial distribution of beaver dams. Essentially, these hypotheses stated that beaver dam density in a landscape unit could be influenced by (1) habitat factors related to dam building, (2) habitat factors related to beaver foraging, (3) infrastructures associated with human presence or (4) a combination of these factors.

Methods

Study area

The study area covered 306,155 km² in Quebec province (Canada), south of the 51st parallel, where forestry maps containing beaver dam locations were available (Figure 2.1). It intersected six “natural provinces” (thereafter referred to as ecoregions) (Figure 2.1A) from the ecological reference framework developed by the Quebec Ministry of Sustainable Development, Environment and Parks (Beauchesne et al., 1996): Meridional Laurentians (53.3%), Central Laurentians (15.7%), Abitibi and James Bay Lowlands (14.1%), Appalachians (12%), Mistassini highlands (4.8%) and Anticosti Island of St-Lawrence gulf (0.1%). Ecoregions are functional ecological units, based on characteristics like geology, topography, hydrography, surface deposits and climate (Li et Ducruc, 1999). These ecoregions correspond approximately to the level three of the National Ecological Framework for Canada (Marshall and Schut 1999) and to the level three of the ecological framework of North America (CCE, 1997). Hydrographical network is highly developed in the study area and includes numerous lakes, ponds, rivers and streams. Beaver colonies were ubiquitous (Lafond and Pilon 2004), but based on beaver dam abundance data, their abundance seemed to vary across the study area, being higher in the western and center parts of the region (Figure 1B). Their influence on streams can be significant: in The Lake Duparquet Research and Teaching Forest (FERLD), covering 8,045 ha of forest located in the Abitibi and James Lowlands ecoregion, almost 60% of the stream ecosystem was modified by beaver activities (G. Meunier, M.C. LeBlanc and M. Darveau, Ducks Unlimited Canada and C.M. Bouchard and L. Imbeau, UQAT, report under review).

Sampling design and data acquisition from forest maps

To sample our study area, we selected 257 systematically distributed forestry map leaflets at a 1:20 000 scale, published between 1990 and 1999. This sampling scheme was used in conjunction with other ongoing studies in order to characterize wetland type availability in the area covered by the Black Duck Joint Venture – Canadian Wildlife Service aerial waterfowl survey in Quebec (Bordage et al., 2003; Lemelin, 2007; Lemelin et al., 2007; Ménard, 2007), which is using systematically distributed 25 km² sampling plots that may intersected by more than one forestry map leaflets (Figure 2.1A). Forest maps were produced by the Quebec Ministry of Natural Resources and Wildlife (QMNRW) from aerial photographs at a 1:15 000 scale. The scale and the size of forest maps make it useful on a vast territory and give an acceptable accuracy of its attributes [e.g. maximum resolution was 1 ha for non-forested lands and 8 ha for forested stands (Létourneau et al., 2003)]. Moreover, forest maps are a well known data source, relatively cheap and commonly used not only by forest managers, but also by wildlife biologists (Ménard, 2007). They provide detailed information about hydrographical network, forest attributes, soil composition and slope (Dussault et al., 2001). They also allow us to distinguish beaver dams of 10 m minimum length. However, when there is a series of beaver impoundments that are immediately adjacent to each other, only the first dam of the chain is represented in the forest map (Létourneau et al., 2003).

In order to model abundance of beaver dams at the landscape-scale, 1,025 plots of 25 km² were systematically distributed within previously selected forestry map leaflets. The sampled plots covered a total of 12% of the whole study area. We determined beaver dam density within each plot from forest map leaflets using ArcGIS 9.1, as well as seven habitat factors chosen according to their importance in previous studies (J. Labbé, L. Imbeau and M. Darveau, in prep.; see chapter 1) and their availability in the forest map leaflets. We limited the sample range of factors to the first 100 m from streams, where beaver mainly forage (Allen, 1983; Jenkins, 1980; McGinley et Whitham, 1985). These seven habitat factors were grouped according our three *a priori* hypotheses.

The factors that we considered to be related to the dam building hypothesis (group of factors #1) were the mean stream gradient, the mean bank slope, the fine deposits cover (clay and silt dominance) within 100 m from streams, and the alder cover also within 100 m from streams. Stream gradient is the elevation difference between two points at the extremities of a stream segment, divided by the distance between these points. We first calculated the elevation difference between the extremities of a stream segment using a digital elevation model (250K) and then, we calculated mean gradient by averaging gradients from all stream segments in a plot weighted by their length. Mean bank slope was obtained based on slope classes attributed to each forest polygons in the 100 m area from streams, for which we applied the median value of its slope class. We calculated the mean bank slope of each plot by averaging slopes from all forest polygons along streams weighted by their area. Finally, the fine deposits cover was obtained from forest polygons with clay and silt dominance and the alder cover from polygons identified as alder in forest map attributes, both expressed as a proportion of the area within the first 100 m from streams in the plots. Among the habitat factors related to the food availability hypothesis (group of factors #2), we considered: the hardwood cover (less than 25% of stand basal area occupied by coniferous species), including alder, in the 100 m from streams, expressed as a proportion; the non-forested land cover calculated as a proportion in the same buffer around streams (e.g. agricultural lands, mines, habitations, unclassified wetlands). The only factor we used attributable to the human presence hypothesis (factor #3) was the number of intersections between roads and streams, weighted by the total stream length by plot.

For the analyses at the ecoregions level, we selected the ecoregions where the sample size was large enough to allow statistically valid individual analyses. Four ecoregions met this criterion: Meridional Laurentians (n= 593 plots), Central Laurentians (n= 118 plots), Abitibi and James Bay Lowlands (n= 153 plots), and Appalachians (n= 88 plots) (Figure 1A).

Statistical analyses

Statistical analyses were done using the software package SAS 9.2. We first examined the differences among ecoregions for each habitat factors using a Kruskal-Wallis test, followed by REGW's multiple intervals test. Then, we made sure that there was no

correlation between habitat factors (correlation threshold of 0.7), otherwise their individual effects would have been blurred and indivisible. To explain the dam abundance by 25 km² plot, we made a set of candidate models with negative binomial regression, with the total stream length per plot as an offset in the regressions. Mean bank slope and mean stream gradient factors were squared because we predicted a quadratic tendency based on literature (J. Labbé, L. Imbeau and M. Darveau, in prep.; see chapter 1). Because the mean stream gradient and the mean bank slope were correlated (Pearson $r = 0.84$), we could not use them in the same models. Consequently, we made one dam building model and one global model with each of these topographic habitat factors, for a total of seven models considered (Table 2.1). We proceeded to model selection for the whole area and by ecoregion by ranking each model based on the second-order Akaike Information Criterion (AIC_c) and we computed delta AIC_c and Akaike weights to select the most parsimonious models (Burnham and Anderson, 2002). For the Abitibi and James Bay Lowlands ecoregion, we used the approach of multimodel inference to infer the estimate's value and associated standard errors of the food availability factors based on the entire set of models (Burnham and Anderson 2002).

Before these statistical analyses, we investigated two potential limitations of using forest maps to model beaver dam abundance. First, many publications had outlined that beaver populations in North America are increasing (Naiman et al., 1988; Naiman et al., 1986) but this has not been quantified through much of its distribution area. Under this possibility of beaver population augmentation, the variability of the map inventory years we used could become a confounding factor in our study. We used Spearman rank correlation to examine the strength of the relationship between forest map year and dam number sampled. This effect was negligible (Pearson $r = 0.055$; $p = 0.003$) showing no major increase in beaver populations during the 10 years required to produce all map leaflets. The second aspect concerned the cartographic minimal dam length of 10 m according to the mapping guidelines of the QMNRW (Létourneau et al., 2003). Beaver dams built in narrow valley with closely spaced elevation contours should be generally less long than those in flat regions (Johnston et Naiman, 1987). Thus, we hypothesized that a hilly landscape could contain a larger number of smaller dams (< 10 m) and consequently fewer dams identified in forest maps than those in flat regions. To verify if the importance of small dams is correlated to the topography, we

calculated the mean length of the dams and a coefficient of elevation variation using the digital elevation model for each forest map, then applied the Spearman rank correlation. Here again, there was no effect of the elevation variation by leaflet on beaver dam mean length (Pearson $r = 0.045$, $p = 0.45$), indicating that there was no major bias in photo interpretation according to topography in our study area.

Results

All habitat factors varied significantly among the ecoregions (Kruskal-Wallis tests, all $p < 0.001$). Appalachians and Meridional Laurentians were both characterized by a broken topography compared to the others (Figure 2.2). The Abitibi and James Bay Lowlands ecoregion greatly differed from other regions by their greater clay and silt deposits cover and their lower stream gradients and bank slopes (Figure 2.2). It was also the one with the greatest alder and non-forested covers. The Central Laurentians were characterized by the lowest hardwood cover (Figure 2.2). Finally, there was little variation in the number of stream/road intersections among ecoregions (Figure 2.2).

The most plausible predictive model of beaver dam abundance in the whole study area was the global model including the mean gradient, with a probability of 94% (Table 2.1). All the other habitat factors we analyzed, except the mean bank slope, played a role in the beaver dam abundance at the landscape scale. Considering that it was the only difference between the two global models, we can deduce that the mean gradient was a more important factor in the habitat use in the whole area than the bank slope.

Model selection allowed us to determine the most plausible model to explain beaver dam abundance in each ecoregion (Table 2.2), except in Abitibi and James Bay Lowlands where several models competed for the first place ($\Delta AIC_c < 2$) (Burnham and Anderson 2002). However, because of the high value of the AIC_c weight ($\omega = 48\%$) of the model of food availability relatively to the others, it was possible to deduce the importance of food availability factors (hardwood and non-forested lands covers). Moreover, these two factors were included in the two global models, which were sharing the weight balance.

According to our best model for the whole area, the mean stream gradient and those related to food availability were the most important factors (Table 2.3). The quadratic relation between dam density predicted in 25 km² and the mean gradient (Figure 2.3) revealed an optimal mean gradient of 4.6%. Beyond and below this value, the habitat quality should decrease and at a gradient of 15%, the relation showed that the dam density becomes nearby zero. Differences between the most plausible models by ecoregion and the strength of the habitat factor estimates (Table 2.3) suggested that habitat needs at the landscape scale differ according to the region. Among habitat factors associated to dam building, only the topographic factors seemed to play a role in habitat use by beaver (Table 2.3). The mean stream gradient was important only in the Meridional Laurentians, which in fact contained almost 60% of all the plots distributed in the study area. This is likely to explain why the results for this ecoregion reflected those of the whole area. Alder cover showed a negative relationship with dam density (Table 2.3), contrary to our hypothesis suggesting the use of alder as building material. Food availability factors differed from each other in each ecoregion, notably in Central Laurentians and Abitibi and James Bay Lowlands (Table 2.3). The number of intersections between roads and streams was determinant only in the Appalachians, but to a small degree (Table 2.3).

Discussion

We have tested four hypotheses corresponding to four groups of habitat factors that should influence habitat use by beaver at the landscape scale in Quebec. One of those hypotheses was that habitat factors related to dam building should influence the abundance of beaver dams in a landscape unit. This hypothesis was supported through the global model in the two southern ecoregions and in the whole study area. However, except for the mean stream gradient, the other dam building factors did not have a strong effect at the landscape scale. The importance of the stream gradient had already been underlined by J. Labbé, L. Imbeau and M. Darveau (in prep.; see chapter 1) in the literature review of beaver habitat modeling studies. The optimal and the extremes mean gradients we obtained in the whole study area are in line with those of Suzuki and McComb (1998) who had estimated an optimal gradient of 3% and had observed no dam on streams with gradient values higher than 10%. Jakes et al. (2007) pointed out that the importance of the stream gradient and the

optimal value in beaver habitat could be strongly dependent of the topographic variability in the considered region. Our study area is represented by several ecoregions that actually differ, among other factors, by their topography and geology. Thus considering landscapes where stream gradient values strongly fluctuate, this factor becomes determinant in dam building at the landscape scale. In the Appalachians, it seems that the mean bank slope is a more determinant habitat factor than the gradient. Appalachians topography is described as an assemblage of hills, mounts, plateaus and valleys, from sea level to more than 1 200 m (Li et Ducruc, 1999). However, we did not detect a difference of slope between Appalachians and the Meridional Laurentians (Figure 2.2), the ecoregion where the stream gradient predominated.

There is another dam building factor that, despite its low estimate in the global model for the whole area (Table 2.3), seems to have a strong impact in the beaver habitat use at the landscape scale. Indeed, the cover of clay and silt deposits was actually important only in the model for the whole area, even if Abitibi and James Bay Lowlands was the only region that really contained clay deposits (Figure 2.2). The latter is described as a region dominated by fine-textured, level to undulating lacustrine deposits with numerous bogs (Li et Ducruc, 1999). In fact, the part of the study area located in this ecoregion was in the Clay Belt, a large physiographic unit of clay deposits left by the pro-glacial Lake Ojibway (Vincent et Hardy, 1977). Consequently, almost all the plots contained a high cover of clay and silt deposits and probably because of this lack of variability among the plots, the cover of clay deposits could not be important in the resulting model of the Abitibi region. Despite the low variability between plots across the whole area, the fact that the cover of clay and silts deposits were important in the best model suggest a significant influence of this dam building factor in beaver dam abundance. Beavers use clay and silt substrate as building material and it is generally accepted that they usually do not install dams on rocky substrate (Slough et Sadleir, 1977). About the last building factor, our study detected a considerable negative relation between alder cover and dam density in Meridional Laurentians (Table 2.3), which suggests that beavers avoid alders rather than using them as building material.

As Howard and Larson (1985) suggested, there is probably a relation between physical factors like gradient or substrate and food availability. In fact, according to Jenkins (1980),

beavers are so opportunistic that food factors are less important to determine habitat quality than those related to physical or hydrographic constraints. Besides, several modeling studies have concluded that food availability was not an important factor in the dam building site selection (Barnes et Mallik, 1997; Beier et Barrett, 1987; Howard et Larson, 1985; McComb et al., 1990). Despite that, we tested the hypothesis that food availability should have an influence on the beaver dam abundance at the landscape scale in Quebec. When we considered the whole study area, the food availability hypothesis was supported through the global model (Table 2.3). However, the impact of the two habitat factors became more significant when we considered the ecoregion scale instead of the whole study area. In the Southern Laurentians and the Appalachians, the topographical factors remain the most determinant, but the results clearly show that dam abundance at the landscape-scale is positively affected by hardwood cover, and negatively affected by non-forested lands in each ecoregion. These relations become particularly important in the northern regions (Table 2.3). Abitibi and James Bay Lowlands presents a great amount of non-forested lands while Central Laurentians, a region obviously dominated by coniferous forests and sprinkled with bogs (Li et Ducruc, 1999), possess few hardwood cover (Figure 2.2). Therefore, food limitation likely explains the importance of food availability factors in these two northern ecoregions. Similarly, Cotton (1990) concluded that the differences between the importance of the habitat factors in her three study areas in Quebec reflected the habitat stability. For example, the vegetation factors were the most significant in the boreal forest of St. Lawrence North Shore, where food availability was less stable because of several perturbations.

In South Carolina, Jakes et al. (2007) found that dam building probability was strongly correlated to stream crossings. Culverts and road infrastructures are of interest for beavers because they use the road as foundation to build dams and thus maximize flood potential with a minimum of building effort (Jensen et al., 2001). We had hypothesized that the number of intersections between road and stream would be an important habitat factor in our models. However, the hypothesis was not supported in any analysis. In addition to the fact that the intersections number is relatively constant between ecoregions, this difference could be an artifact of the non listed dams that were destroyed in certain intersections. Indeed, forest managers are generally in the obligation to systematically remove beaver dams in culverts to

avoid serious damage on roads (Flynn, 2006). However, this control is not tallied and registered in the province of Quebec.

In parallel to this study, a literature review brought us to conclude that the identification of the key factors of the beaver habitat will mainly depend on three aspects (J. Labbé, L. Imbeau and M. Darveau, in prep.; see chapter 1): the geomorphologic characteristics of the investigated region, the modeled element such as the beaver dam or colony, and the scale of the study. Concerning the first aspect of geomorphologic characteristics, the results of our beaver habitat modeling study underlined the importance of habitat factors such as mean stream gradient and clay and silt deposit cover. If it would have been possible with forest maps, the addition of watershed size in the models could have improved them by representing its correlates such as streams width and depth. The latter factors are probably also taken into account by beavers before building dams (Jakes et al., 2007), but are not easy to obtain from GIS data. The second aspect concerned the identification of the key factors of beaver habitat that will depend on the modeled element such as the beaver dam or colony. Previous dam modeling studies mainly identified geomorphologic factors to be of importance rather than foraging factors when compared to beaver colony modeling studies. In our study, we have denoted the importance of food availability factors, but there are two important differences between our study and precedent dam modeling studies: the scale and the size of the study area. Our analysis was conducted on landscape plots of 25 km² a very different scale compared to previous studies which mainly have been conducted on a local scale. Therefore, our study was driven on a large territory which already contained an important latitudinal gradient of vegetation. However, forest maps do not allow us to distinguish abandoned ponds from the occupied ones. It could induce a bias in our study because the alteration of the riparian plant community composition by the elimination of preferred species (Barnes et Dibble, 1988) in old abandoned ponds would give little information about vegetation before dam building (Beier et Barrett, 1987). Nevertheless, we supposed that at the scale and size of our study area, such a bias should not be significant. Finally, the last aspect that we identified with our literature review (J. Labbé, L. Imbeau and M. Darveau, in prep.; see chapter 1) was that key factors in beaver habitat will depend on the scale of the study. It is thus preferable to select a regional study area with meaningful ecological boundaries in order to isolate the

more limitative habitat factors for beaver, e.g. the hardwood and the non-forested land cover in the boreal forest of the Central Laurentians.

Conclusion

This study was the first to be conducted on a territory of such a large size. We have shown that it is possible to model beaver habitat at the landscape scale and that the key explanatory factors vary with the scale. Thus, it is important to take into consideration the spatial analysis scale and to choose a pertinent study area based on ecological boundaries. The key factors will vary according to the region and based on which habitat attributes become the most limitative in the region.

Beaver activities constitute a natural disturbance regime that contributes to increased landscape heterogeneity (Cunningham et al., 2006). The use of forest maps allowed a better understanding of beaver dam distribution in Quebec and consequently, brought a new perspective of spatial distribution of beaver ponds, which should be now integrated in wetlands classification (Ménard, 2007). A better knowledge of wetlands such as beaver ponds is essential to aid implementation of better management practices (Ménard, 2007). Our results constitute the first step toward the elaboration of useful tools to integrate in management plans and to ensure long-term biodiversity conservation.

Acknowledgements

Funding of this project was provided by the Black Duck Joint Venture, the Canadian Boreal Initiative, the Eastern Habitat Joint Venture, Ducks Unlimited Canada, and the Fondation de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. The Quebec Ministry of Natural Resources and Wildlife provided forestry maps. Julie Labbé benefited from a Master's Industrial scholarship – BMP Innovation granted by the *Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies* and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada. We thank C. Dussault, M.H. Saint-Laurent for commenting on an earlier version of the manuscript, J. Beaulieu, S. Picard and K. Boisvert for their help with GIS analysis, as well as M. Mazerolle for his invaluable comments on the statistical analysis.

Literature cited

- Allen, A. W. 1983. Habitat suitability index models: Beaver. - U.S. Fish Wildlife Service, p. 20.
- Aznar, J.-C. and Desrochers, A. 2008. Building for the future: abandoned beaver ponds promote bird diversity. - *Ecoscience* 15: 250-257.
- Baker, B. W. and Hill, E. P. 2003. Beaver (*Castor canadensis*). - In: Feldhamer, G. A., Thompson, B. C. and Chapman, J. A. (eds.), *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Second Edition. The Johns Hopkins University Press, pp. 288-290.
- Barnes, D. M. and Mallik, A. U. 1997. Habitat Factors Influencing Beaver Dam Establishment in a Northern Ontario Watershed. - *The Journal of Wildlife Management* 61: 1371-1377.
- Barnes, W. J. and Dibble, E. 1988. The effects of beaver in riverbank forest succession. - *Canadian Journal of Botany* 66: 40-44.
- Beauchesne, P., Ducruc, J.-P. and Gérardin, V. 1996. Ecological mapping: a framework for delimiting forest management units. - *Environmental Monitoring and Assessment* 39: 173-186.
- Beier, P. and Barrett, R. H. 1987. Beaver Habitat Use and Impact in Truckee River Basin, California. - *The Journal of Wildlife Management* 51: 794-799.
- Bordage, D., Lepage, C. and Orichefsky, S. 2003. Inventaire en hélicoptère du Plan conjoint sur le canard noir au Québec - Printemps 2003. - Service canadien de la faune - Région du Québec, p. 26.
- CCE. 1997. Ecological regions of North America, toward a common perspective. - Commission for Environmental Cooperation, Communications and Public Outreach Department of the CEC Secretariat.
- Cunningham, J. M., Calhoun, A. J. K. and Glanz, W. E. 2006. Patterns of beaver colonization and wetland change in Acadia National Park. - *Northeastern Naturalist* 13: 583-596.
- Dussault, C., Courtois, R., Huot, J. and Ouellet, J. P. 2001. The use of forest maps for the description of wildlife habitats: limits and recommendations. - *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 31: 1227-1234.
- Flynn, N. J. 2006. Spatial associations of beaver ponds and culverts in boreal headwater streams. Department of Renewable Resources. - University of Alberta, p. 108 p.
- Fortin, C., Laliberté, M. and Ouzilleau, J. 2001. Guide d'aménagement et de gestion du territoire utilisé par le castor au Québec. - Fondation de la faune du Québec.
- Howard, R. J. and Larson, J. S. 1985. A Stream Habitat Classification System for Beaver. - *The Journal of Wildlife Management* 49: 19-25.
- Jakes, A. F., Snodgrass, J. W. and Burger, J. 2007. *Castor canadensis* (Beaver) Impoundment Associated with Geomorphology of Southeastern Streams. - *Southeastern Naturalist* 6: 271-282.

- Jenkins, S. H. 1980. A size-distance relation in food selection by beavers. - *Ecology* 61: 740-746.
- Jensen, P. G., Curtis, P. D., Lehnert, M. E. and Hamelin, D. L. 2001. Habitat and structural factors influencing beaver interference with highway culverts. - *Wildlife Society Bulletin* 29: 654-664.
- Johnston, C. A. and Naiman, R. J. 1987. Boundary dynamics at the aquatic-terrestrial interface: The influence of beaver and geomorphology. - *Landscape Ecology* 1: 47-57.
- Johnston, C. A. and Naiman, R. J. 1990. Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. - *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1036-1043.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. and Shachak, M. 1994. ORGANISMS AS ECOSYSTEM ENGINEERS. - *Oikos* 69: 373-386.
- Lemelin, L. V. 2007. L'habitat de la sauvagine en période de nidification dans le Québec forestier. - Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, p. 66 p.
- Lemelin, L. V., Imbeau, L., Darveau, M. and Bordage, D. 2007. Local, short-term effects of forest harvesting on breeding waterfowl and common loon in forest-dominated landscapes of Quebec. - *Avian Conservation and Ecology* 2: article 10 (online).
- Létourneau, J.-P., Bard, A., Lambert, J., Lord, G. and Faucher, A. 2003. Normes de cartographie écoforestière. Troisième inventaire écoforestier.
- Li, T. and Ducruc, J.-P. 1999. Les provinces naturelles. Niveau I du cadre écologique de référence du Québec. - Ministère de l'Environnement, p. 90 p.
- McCall, T. C., Hodgman, T. P., Diefenbach, D. R. and Jr., R. B. O. 1996. Beaver populations and their relation to wetland habitat and breeding waterfowl in maine. - *Wetlands* 16: 163-172.
- McComb, W. C., Sedell, J. R. and Buchholz, T. D. 1990. Dam-site selection by beavers in an eastern Oregon Basin. - *Great Basin Naturalist* 50: 273-281.
- McGinley, M. A. and Whitham, T. G. 1985. Central place foraging by beavers (*Castor canadensis*): a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (*Populus fremontii*). - *Oecologia* 66: 558-562.
- Ménard, S. 2007. Régionalisation des habitats humides du Québec forestier méridional. - Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, p. 67 p.
- Naiman, R. J., Johnston, C. A. and Kelley, J. C. 1988. Alteration of North American Streams by Beaver. - *BioScience* 38: 753-762.
- Naiman, R. J. and Melillo, J. M. 1984. Nitrogen Budget of a Subarctic Stream Altered by Beaver (*Castor canadensis*). - *Oecologia* 62: 150-155.
- Naiman, R. J., Melillo, J. M. and Hobbie, J. E. 1986. Ecosystem Alteration of Boreal Forest Streams by Beaver (*Castor Canadensis*). - *Ecology* 67: 1254-1269.
- Slough, B. G. and Sadleir, R. M. F. S. 1977. A land capability classification system for beaver (*Castor canadensis* Kuhl). - *Canadian Journal of Zoology* 55: 1324-1335.

- Snodgrass, J. W. and Meffe, G. K. 1998. Influence of beavers on stream fish assemblages: effects of pond age and watershed position. - *Ecology* 79: 15.
- Stevens, C. E., Paszkowski, C. A. and Foote, A. L. 2007. Beaver (*Castor canadensis*) as a surrogate species for conserving anuran amphibians on boreal streams in Alberta, Canada. - *Biological Conservation* 134: 13.
- Suzuki, N. and McComb, W. C. 1998. Habitat classification models for beaver (*Castor canadensis*) in the streams of the Central Oregon Coast Range. - *Northwest Science* 72: 102-110.
- Vincent, J.-S. and Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. - *Géographie physique et Quaternaire* 31: 357-372.

Table 2.1. Results of model selection with the Delta AIC_c (Δ AIC_c) and AIC_c weight (ω) of the models. K is the number of estimated parameters included in the model (i.e., the number of variables, the intercept and the dispersion parameter).

Model	K	Δ AIC _c	ω
Global model (with gradient)	9	0	0,94
Global model (with slope)	9	5.35	0,06
Food availability factors	4	30.24	0
Dam building factors (with slope)	6	39.71	0
Dam building factors (with gradient)	6	52.45	0
Null model	2	87.04	0
Human factor	3	88.83	0

Table 2.2. Delta AIC_c (Δ AIC_c) and AIC_c weight (ω) resulting of the model selection with Akaike information criterion in each ecoregion. K is the number of estimated parameters included in the model (i.e., the number of variables, the intercept and the dispersion parameter). The bold numbers represent the best models by ecoregion.

Model	K	Appalachians		Meridional Laurentians		Central Laurentians		Abitibi/JB Lowlands	
		Δ AIC _c	ω	Δ AIC _c	ω	Δ AIC _c	ω	Δ AIC _c	ω
1- Null model	2	45.23	0	24.14	0	23.82	0	14.62	0
2- Dam building factors (with gradient)	6	36.77	0	9.09	0.01	27.01	0	10.88	0
3- Dam building factors (with slope)	6	29.09	0	17.67	0	24.03	0	7.12	0.01
4- Food availability factors	4	27.67	0	19.93	0	0.00	0.87	0.00	0.48
5- Human factor	3	44.01	0	25.14	0	25.83	0	16.14	0
6- Global model (with gradient)	9	12.02	0	0.00	0.99	4.04	0.12	1.65	0.21
7- Global model (with slope)	9	0.00	1	13.07	0	8.49	0.01	0.99	0.29

Table 2.3. Estimates (β) and standard errors (SE) of the habitat factors in the best models for the whole area and each ecoregion. The bold numbers mean that the 90% interval confidence excludes zero. The estimates and SE from Abitibi and James Bay Lowlands are derived from multimodel inference.

Habitat factors	Whole study area (n=1025)		Appalachians (n=88)		Meridional Laurentians (n=593)		Central Laurentians (n=118)		Abitibi and James Bay Lowlands (n=153)	
	β	SE	β	SE	β	SE	β	SE	β	SE
Gradient ²	-77.00	41.08			-169.50	68.66				
Slope ²			-115.37	58.31						
Clay/Silt	0.66	0.32	-171.4	200.64	-7.05	12.65				
Alder	-0.73	1.11	13.58	8.23	-7.13	2.14				
Hardwood	1.73	0.31	-3.73	2.18	1.34	0.37	6.48	1.68	3.06	1.05
Non forested	-2.22	0.41	-9.50	3.25	-1.67	1.13	-4.65	1.17	-2.43	1.05
Roads	0.00	0.00	-0.02	0.01	0.00	0.00				

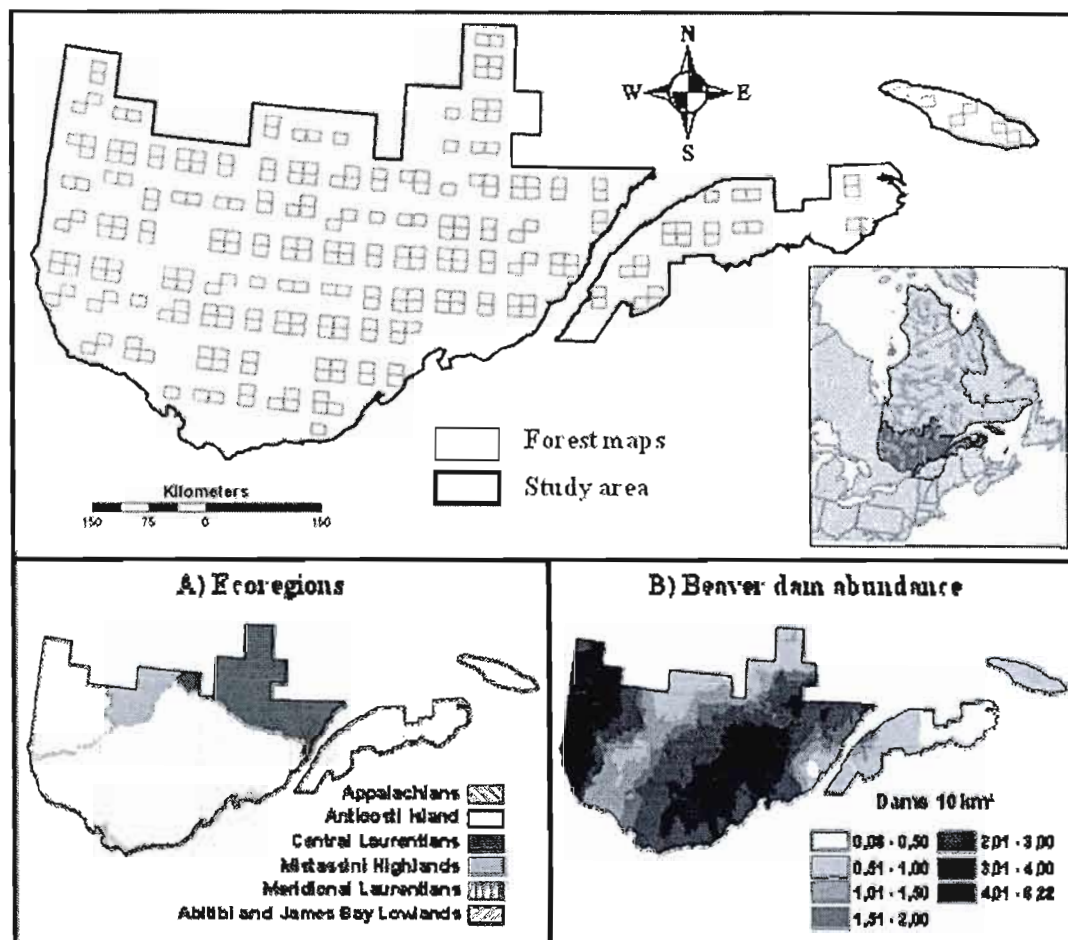


Figure. 2.1. Study area in Quebec's forest-dominated landscapes. Squares represent the forest maps used in the beaver habitat study. Inserts show (A) ecoregions and (B) the abundance of beaver dams, which is an interpolation by kriging of the density of beaver dams in forest maps.

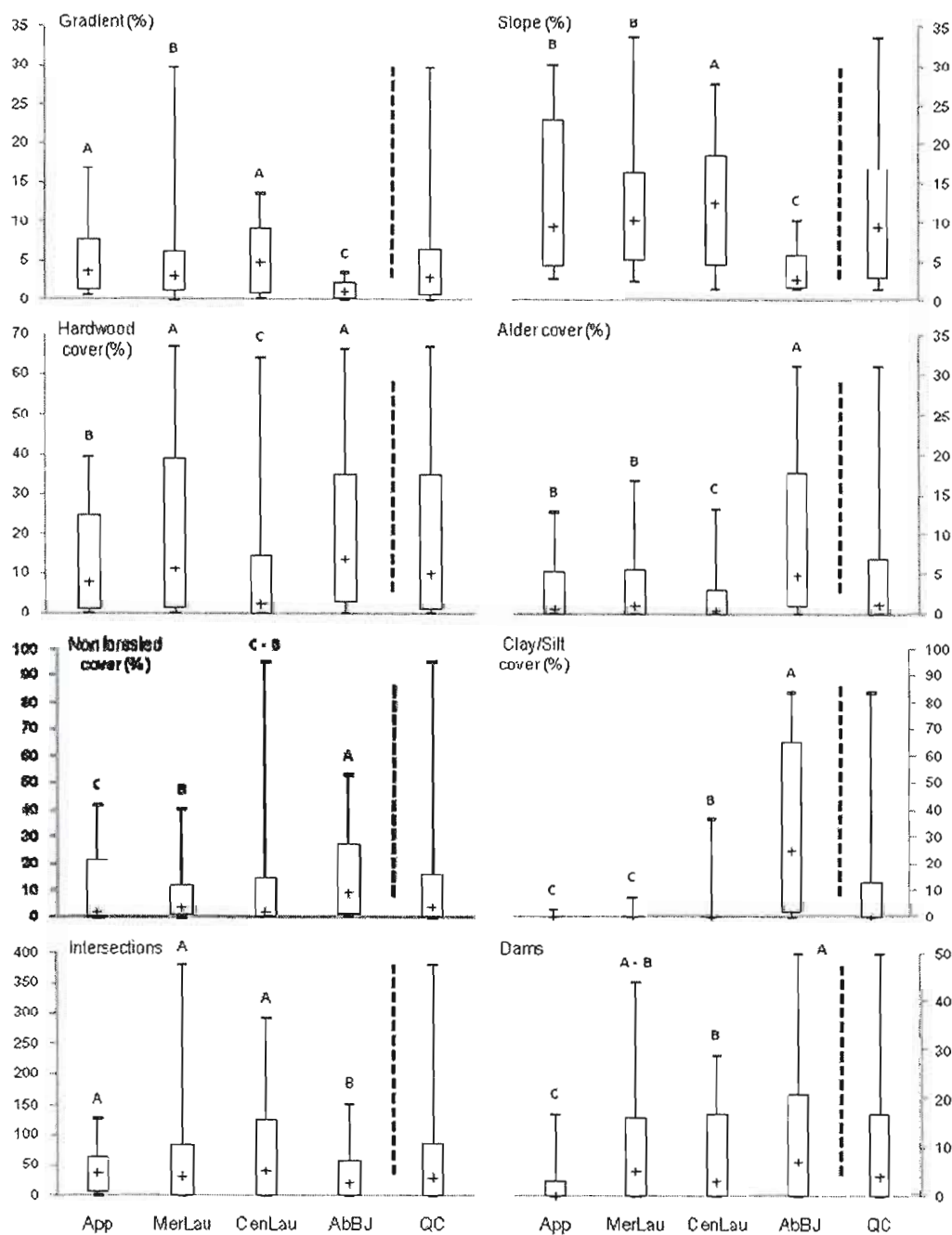


Figure 2.2. Description of the four main ecoregions, for each habitat factor, using a box-and-whisker diagram with the following quantiles: 0%, 10%, 50%, 90% and 100%. Results of Kruskal-Wallis tests were all significant ($p < 0.001$). Results of REGW's multiple intervals tests are represented by letters; same letters indicate that ecoregions are similar for the habitat factors.

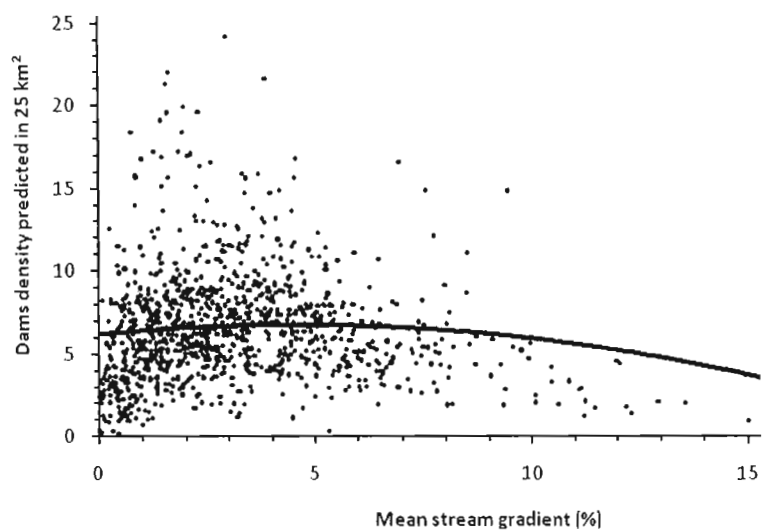


Figure 2.3. Relationship between predicted dam density in 25 km² and mean stream gradient, according to the global model.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le but de mon étude était de mieux comprendre la distribution des barrages de castor au Québec par la détermination des facteurs influençant l'utilisation de l'habitat du castor à l'échelle du paysage. Il s'agit de la première étude de modélisation de l'habitat du castor en Amérique du Nord conduite sur un aussi vaste territoire.

D'abord, la revue de littérature a permis de faire le point sur les différentes études de modélisation. Il en est ressorti notamment que l'importance des facteurs d'habitats entre les études varie principalement en fonction des caractéristiques géomorphologiques des régions, de l'élément réponse modélisé, ainsi que de l'échelle de l'étude. Cette synthèse nous a par la suite permis d'élaborer des hypothèses biologiques pertinentes et appropriées à l'échelle du paysage et à notre aire d'étude au Québec pour le chapitre principal.

L'utilisation de la carte écoforestière nous a permis de conduire une étude de l'habitat du castor à l'échelle du paysage sur près de la moitié de la province de Québec. Les résultats de la modélisation de l'habitat du castor à l'échelle du paysage ont d'abord mis en évidence l'importance du gradient moyen des cours d'eau pour l'ensemble de l'aire d'étude. En effet, le gradient des cours d'eau permet une première différenciation des régions propices à la construction de barrages, mais lorsque l'on raffine l'échelle d'analyse spatiale, les facteurs d'habitat liés à l'alimentation du castor prennent de l'importance, particulièrement dans les provinces naturelles se situant plus au nord. Tel que mentionné précédemment, les résultats auraient probablement été différents si l'élément modélisé avait été les huttes de castor. Cependant, l'utilisation des barrages et l'étude de la distribution spatiale des barrages de castor permettent ensuite d'inférer sur la distribution spatiale des étangs de castor, un habitat essentiel pour plusieurs espèces telles que la sauvagine.

Implications et recommandations

La retombée première de ce projet s'avère une meilleure compréhension de l'importance et l'identification de certains facteurs d'habitat du castor à l'échelle du paysage au Québec. Les résultats et les modèles d'utilisation d'habitat du castor pourront être intégrés à des

modèles d'aménagement faune-habitat, par exemple pour le Canard noir (PCCN), de même qu'à des plans d'aménagement forestier durable. Cela devrait aider à conserver la diversité biologique et à maintenir les processus écologiques associés aux étangs du castor. Par ailleurs, le castor étant un animal à fourrure important au Québec, les résultats et les modèles développés pourront également guider les gestionnaires des territoires de trappe dans leurs évaluations des taux d'exploitation par le piégeage et, si nécessaire, en ajuster les modalités de gestion (Lafond et Pilon, 2004).

Les résultats du projet nous renseignent également sur la distribution et l'abondance des étangs à castor dans l'est du Québec, ainsi que sur la structure des milieux humides de l'Est, différente de celle des *potholes* dans les prairies. Les résultats permettront de peaufiner la régionalisation des milieux humides du Québec en prenant en compte le castor (Ménard, 2007). D'ailleurs, une évaluation préliminaire montre qu'il y a probablement un lien important entre les densités de barrages et le paysage-type humide issus de la régionalisation. Il serait intéressant d'approfondir la question à savoir si la densité de barrages de castor est un indicateur du type de paysage humide au Québec.

Toujours à l'aide des données provenant des cartes écoforestières, il serait intéressant de répéter les analyses à l'échelle locale afin d'élaborer des modèles prédictifs de présence ou d'absence de barrages le long des cours d'eau. En plus d'approfondir notre compréhension de l'utilisation de l'habitat par le castor, des modèles à l'échelle locale seraient utiles aux aménagistes dans des contextes nécessitant une caractérisation plus fine du territoire. Finalement, afin d'améliorer le pouvoir prédictif des modèles d'abondance de barrages de castor à l'échelle du paysage, je recommande de diminuer l'échelle d'analyse, c'est-à-dire l'aire d'étude considérée. En effet, cela permettrait l'utilisation de données souvent disponibles uniquement dans de plus petits territoires, telles que les régions administratives et les municipalités.

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Allen, A.W. 1983. Habitat suitability index models: Beaver. U.S. Fish Wildlife Service. FWS/OBS-82/10.30 Revised.
- Anderson, C.B., Griffith, C.R., Rosemond, A.D., Rozzi, R., et Dollenz, O. 2006. The effects of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile. Do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems? *Biological Conservation* **128**: 467-474.
- Aubert, E., Lemay, Y., Ouellet, J.-P., et Sirois, L. 1997. Cartographie du potentiel d'habitat faunique de la forêt modèle du Bas-Saint-Laurent Inc. Programme essais, expérimentations et transfert technologique en foresterie, Université du Québec à Rimouski (UQAR). Rapport final. 1125-94-057.
- Aznar, J.-C., et Desrochers, A. 2008. Building for the future: abandoned beaver ponds promote bird diversity. *Ecoscience* **15**: 250-257.
- Baker, B.W., et Hill, E.P. 2003. Beaver (*Castor canadensis*). Dans *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Second Edition. *Édité par* G.A. Feldhamer, B.C. Thompson, et J.A. Chapman. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. pp. 288-290.
- Banville, D., et Traversy, N. 1977. Classement du potentiel pour l'habitat à castor de la Baie James (3^{ième} approximation). Direction Générale de la Faune pour la Société de Développement de la Baie James, Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche du Québec. Rapport 852744.
- Barnes, D.M., et Mallik, A.U. 1996. Use of woody plants in construction of beaver dams in northern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* **74**: 1781-1786.
- Barnes, D.M., et Mallik, A.U. 1997. Habitat factors influencing beaver dam establishment in a Northern Ontario watershed. *The Journal of Wildlife Management* **61**(4): 1371-1377.
- Barnes, W.J., et Dibble, E. 1988. The effects of beaver in riverbank forest succession. *Canadian Journal of Botany* **66**: 40-44.
- Basey, J.M., Jenkins, S.H., et Busher, P.E. 1988. Optimal central-place foraging by beavers: Tree-size selection in relation to defensive chemicals of quaking aspen. *Oecologia* **76**: 278-282.
- Beauchesne, P., Ducruc, J.-P., et Gérardin, V. 1996. Ecological mapping: a framework for delimiting forest management units. *Environmental Monitoring and Assessment* **39**: 173-186.
- Beier, P., et Barrett, R.H. 1987. Beaver Habitat Use and Impact in Truckee River Basin, California. *The Journal of Wildlife Management* **51**(4): 794-799.
- Bordage, D., Lepage, C., et Orichefsky, S. 2003. Inventaire en hélicoptère du Plan conjoint sur le canard noir au Québec - Printemps 2003. Service canadien de la faune - Région du Québec. Rapport annuel.

- Bordage, G., et Fillion, L. 1988. Analyse dendroécologique d'un milieu riverain fréquenté par le castor (*Castor canadensis*) au Mont du Lac-Des-Cygnés (Charlevoix, Québec). *Le Naturaliste Canadien* **115**(2): 117-124.
- Boyce, M.S. 1980. Habitat ecology of an unexploited population of beavers in interior Alaska. *Dans Worldwide furbearer conference proceedings*. Frostburg, Maryland USA. *Sous la direction de* J.A. Chapman et D. Pursley.
- Bradt, G.W. 1938. A study of beaver colonies in Michigan. *Journal of Mammalogy* **19**(2): 139-162.
- Brenner, F.J. 1962. Foods consumed by beavers in Crawford County, Pennsylvania. *The Journal of Wildlife Management* **26**(7): 104-107.
- Broschart, M.R., Johnston, C.A., et Naiman, R.J. 1989. Predicting beaver colony density in boreal landscapes. *The Journal of Wildlife Management* **53**(4): 929-934.
- Brunelle, J., Bernard, M., et Labonté, B. 1989. Impact des coupes forestières et abondance du castor dans la région de Waswanipi-Matagami. Dir. rég. Nouveau-Québec, Ministère Loisir, Chasse et Pêche. Rap. dac.
- Busher, P.E., Warner, R.J., et Jenkins, S.H. 1983. Population density, colony composition, and local movements in Two Sierra Nevada beaver populations. *Journal of Mammalogy* **64**(2): 314-318.
- Butler, D.R., et Malanson, G.P. 1995. Sedimentation rates and patterns in beaver ponds in a mountain environment. *Geomorphology* **13**: 255-269.
- Butler, D.R., et Malanson, G.P. 2005. The geomorphic influences of beaver dams and failures of beaver dams. *Geomorphology* **71**: 48-60.
- CCE. 1997. Ecological regions of North America, toward a common perspective. Commission for Environmental Cooperation, Communications and Public Outreach Department of the CEC Secretariat.
- Collen, P., et Gibson, R.J. 2001. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on fish - a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **10**: 439-461.
- Collins, T.C. 1976. Population characteristics and habitat relationships of beaver, *Castor canadensis* in northwest Wyoming. Ph.D. Diss., Department of Zoology and Physiology, Univ. Wyoming, Laramie.
- Cotton, F.E. 1990. Potential Beaver Colony Density in Parts of Quebec. M.S. Thesis, Fisheries and Wildlife Sciences, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia.
- Cunningham, J.M., Calhoun, A.J.K., et Glanz, W.E. 2006. Patterns of beaver colonization and wetland change in Acadia National Park. *Northeastern Naturalist* **13**(4): 583-596.
- Curtis, P.D., et Jensen, P.G. 2004. Habitat features affecting beaver occupancy along roadsides in New York State. *The Journal of Wildlife Management* **68**(2): 278-287.

- D'Eon, R.G., Lapointe, R., Bosnick, N., Davies, J.C., MacLean, B., Watt, W.R., et Wilson, R.G. 1995. The beaver handbook: A guide to understanding and coping with beaver activity. OMNR, Northeast Science and Technology, Ontario. 76 p.
- Darveau, M., et Desrochers, A. 2001. Le bois mort et la faune vertébrée - État des connaissances au Québec. Ministère des Ressources naturelles du Québec, Direction de l'environnement forestier, Québec. Rapport DEF-0199.
- Denney, R.N. 1952. A summary of North American beaver management, 1946-1948. Colo. Game Fish Dept. Rep. 28.
- Devito, K.J., et Dillon, P.J. 1993. Importance of runoff and winter anoxia to the P and N dynamics of a beaver pond. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **50**: 2222-2234.
- Dieter, C.D., et McCabe, T.R. 1989. Factors Influencing Beaver Lodge-site Selection on a Prairie River. American Midland Naturalist **122**(2): 4.
- Donkor, N.T., et Fryxell, J.M. 1999. Impact of beaver foraging on structure of lowland boreal forests of Algonquin Provincial Park, Ontario. Forest Ecology and Management **118**: 83-92.
- Doucet, C.M., Walton, R.A., et Fryxell, J.M. 1994. Perceptual cues used by beavers foraging on woody plants. Animal Behaviour **47**: 1482-1484.
- Dussault, C., Courtois, R., Huot, J., et Ouellet, J.P. 2001. The use of forest maps for the description of wildlife habitats: limits and recommendations. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere **31**(7): 1227-1234.
- Flynn, N.J. 2006. Spatial associations of beaver ponds and culverts in boreal headwater streams. M.Sc. Thesis, Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Alberta (Canada).
- Forbes, G.J., et Theberge, J.B. 1996. Response by wolves to prey variation in central Ontario. Canadian Journal of Zoology **74**: 1511-1520.
- Fortin, C., Laliberté, M., et Ouzilleau, J. 2001. Guide d'aménagement et de gestion du territoire utilisé par le castor au Québec. Fondation de la faune du Québec, Ste-Foy, Québec. 112 p.
- Fortin, C., et Lizotte, M. 2007. Castors, routes et chemins de fer: une problématique méconnue. In Vivo **27**(2): 8-10.
- Fryxell, J.M. 2001. Habitat suitability and source-sink dynamics of beavers. Journal of Animal Ecology **70**: 310-316.
- Fryxell, J.M., et Doucet, C.M. 1991. Provisioning time and central-place foraging in beavers. Canadian Journal of Zoology **69**: 1308-1313.
- Gallant, D., Bérubé, C.H., Tremblay, E., et Vasseur, L. 2004. An extensive study of the foraging ecology of beavers (*Castor canadensis*) in relation to habitat quality. Canadian Journal of Zoology **82**(6): 922-933.

- Gingras, J. 1967. Étude de l'écologie du castor dans la région du lac Monroe, Parc du Mont-Tremblant. P. Québec. Mém. M.Sc., Département de biologie, Faculté des sciences, Université de Montréal, Montréal.
- Hall, J.G. 1960. Willow and aspen in the ecology of beaver on Sagehen Creek, California. *Ecology* **41**(3): 484-494.
- Hood, G.A., Bayley, S.E., et Olson, W. 2007. Effects of prescribed fire on habitat of beaver (*Castor canadensis*) in Elk Island National Park, Canada. *Forest Ecology and Management* **239**: 200-209.
- Howard, R.J., et Larson, J.S. 1985. A stream habitat classification system for beaver. *The Journal of Wildlife Management* **49**(1): 19-25.
- Jakes, A.F., Snodgrass, J.W., et Burger, J. 2007. *Castor canadensis* (Beaver) Impoundment Associated with Geomorphology of Southeastern Streams. *Southeastern Naturalist* **6**(2): 271-282.
- Jenkins, S.H. 1975. Food Selection by Beavers: A Multidimensional Contingency Table Analysis. *Oecologia* **21**: 157-173.
- Jenkins, S.H. 1979. Seasonal and year-to-year differences in food selection by beavers. *Oecologia* **44**: 112-116.
- Jenkins, S.H. 1980. A size-distance relation in food selection by beavers. *Ecology* **61**(4): 740-746.
- Jenkins, S.H., et Busher, P.E. 1979. *Castor canadensis*. *Mammalian Species* **120**: 1-8.
- Jensen, P.G., Curtis, P.D., Lehnert, M.E., et Hamelin, D.L. 2001. Habitat and structural factors influencing beaver interference with highway culverts. *Wildlife Society Bulletin* **29**(2): 654-664.
- Johnston, C.A., et Naiman, R.J. 1987. Boundary dynamics at the aquatic-terrestrial interface: The influence of beaver and geomorphology. *Landscape Ecology* **1**(1): 47-57.
- Johnston, C.A., et Naiman, R.J. 1990. Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. *Canadian Journal of Forest Research* **20**: 1036-1043.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., et Shachak, M. 1994. ORGANISMS AS ECOSYSTEM ENGINEERS. *Oikos* **69**(3): 373-386.
- Klotz, R.L. 1998. Influence of beaver ponds on the phosphorus concentration of stream water. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 1228-1235.
- Lafond, R., et Pilon, C. 2004. Abondance du castor (*Castor canadensis*) au Québec. Bilan d'un programme d'inventaire aérien. *Le Naturaliste Canadien* **128**(1): 43-51.
- Lafond, R., Pilon, C., et Leblanc, Y. 2003. Bilan du plan d'inventaire aérien des colonies de castors au Québec (1989-1994). Société de la faune et des parcs du Québec, Direction du développement de la faune.
- Lemelin, L.V. 2007. L'habitat de la sauvagine en période de nidification dans le Québec forestier. Mém. M.Sc., Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda.

- Lemelin, L.V., Imbeau, L., Darveau, M., et Bordage, D. 2007. Local, short-term effects of forest harvesting on breeding waterfowl and common loon in forest-dominated landscapes of Quebec. *Avian Conservation and Ecology* 2(2): article 10 (online).
- Létourneau, J.-P., Bard, A., Lambert, J., Lord, G., et Faucher, A. 2003. Normes de cartographie écoforestière. Troisième inventaire écoforestier.
- Li, T., et Ducruc, J.-P. 1999. Les provinces naturelles. Niveau I du cadre écologique de référence du Québec. Ministère de l'Environnement. p. 90 p.
- Martell, K.A. 2004. Patterns of riparian disturbance in Alberta's boreal mixedwood forest: beavers, roads, and buffers. M.Sc. Thesis, Conservation Biology - Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Alberta.
- Martell, K.A., Foote, A.L., et Cumming, S.G. 2006. Riparian disturbance due to beavers (*Castor canadensis*) in Alberta's boreal mixedwood forests: Implications for forest management. *Ecoscience* 13(2): 164-171.
- McCall, T.C., Hodgman, T.P., Diefenbach, D.R., et Jr., R.B.O. 1996. Beaver populations and their relation to wetland habitat and breeding waterfowl in maine. *Wetlands* 16(2): 163-172.
- McComb, W.C., Sedell, J.R., et Buchholz, T.D. 1990. Dam-site selection by beavers in an eastern Oregon Basin. *Great Basin Naturalist* 50(3): 273-281.
- McDowell, D.M., et Naiman, R.J. 1986. Structure and function of a benthic invertebrate stream community as influenced by beaver (*Castor canadensis*). *Oecologia* 68: 481-489.
- McGinley, M.A., et Whitham, T.G. 1985. Central place foraging by beavers (*Castor canadensis*): a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (*Populus fremontii*). *Oecologia* 66: 558-562.
- Ménard, S. 2007. Régionalisation des habitats humides du Québec forestier méridional. Mém. M.Sc., Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda.
- Ménard, S., Darveau, M., Imbeau, L., et Lemelin, L.-V. 2006. Méthode de classification des milieux humides du Québec boréal à partir de la carte écoforestière du 3^e inventaire décennal. Canards Illimités Canada. Rapport technique. N° Q2006-3.
- Naiman, R.J., Décamps, H., et McClain, M.E. 2005. *Riparia; Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier Academic Press, California, USA. 430p.
- Naiman, R.J., Johnston, C.A., et Kelley, J.C. 1988. Alteration of North American streams by beaver. *BioScience* 38(11): 753-762.
- Naiman, R.J., et Melillo, J.M. 1984. Nitrogen Budget of a Subarctic Stream Altered by Beaver (*Castor canadensis*). *Oecologia* 62(2): 150-155.
- Naiman, R.J., Melillo, J.M., et Hobbie, J.E. 1986. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology* 67(5): 1254-1269.
- Neff, D.J. 1957. Ecological effects of beaver habitat abandonment in the colorado rockies. *The Journal of Wildlife Management* 21(1): 80-84.

- Northcott, T.H.A. 1964. An investigation of the factors affecting carrying capacity of selected areas in Newfoundland for the beaver, (*Castor canadensis caecator* Bangs, 1913). M.Sc. Thesis, Memorial University of Newfoundland, St-John's, Newf.
- Novak, M. 1987. Beaver. *Dans* Wild Furbearer Management and Conservation in North America. *Edit   par* M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard, et B. Malloch. Ontario Trappers Association, North Bay, Canada. pp. 283-312.
- Nummi, P. 1992. The importance of beaver ponds to waterfowl broods: an experiment and natural tests. *Annales Zoologici Fennici* **29**: 47-55.
- Patterson, B.D., Ceballos, G., Sechrest, W., Tognelli, M.F., Brooks, T., Luna, L., Ortega, P., Salazar, I., et Young, B.E. 2007. Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere, version 3.0. NatureServe, Arlington, Virginia, USA.
- Potvin, F., et Breton, L. 1997. Abondance des colonies de castor avant et apr  s coupe    blanc de type CPR en Abitibi-T  miscamingue. Direction de la faune et des habitats, Minist  re de l'Environnement et de la Faune du Qu  bec.
- Potvin, F., Breton, L., Pilon, C., et Macquart, M. 1992. Impact of an Experimental Wolf Reduction on Beaver in Papineau-Labelle Reserve, Quebec. *Canadian Journal of Zoology* **70**(1): 180-183.
- Rempel, R.S., Abraham, K.F., Gadawski, T.R., Gabor, S., et Ross, R.K. 1997. A simple wetland habitat classification for boreal forest waterfowl. *Journal of Wildlife Management* **61**(3): 746-757.
- Slough, B.G. 1978. Beaver food cache structure and utilization. *The Journal of Wildlife Management* **42**(3): 644-646.
- Slough, B.G., et Sadleir, R.M.F.S. 1977. A land capability classification system for beaver (*Castor canadensis* Kuhl). *Canadian Journal of Zoology* **55**: 1324-1335.
- Smith, D.W., Peterson, R.O., Drummer, T.D., et Sheputis, D.S. 1991. Over-Winter Activity and Body-Temperature Patterns in Northern Beavers. *Canadian Journal of Zoology* **69**(8): 2178-2182.
- Snodgrass, J.W., et Meffe, G.K. 1998. Influence of beavers on stream fish assemblages: effects of pond age and watershed position. *Ecology* **79**(3): 15.
- Stevens, C.E., Paszkowski, C.A., et Foote, A.L. 2007. Beaver (*Castor canadensis*) as a surrogate species for conserving anuran amphibians on boreal streams in Alberta, Canada. *Biological Conservation* **134**: 13.
- Sturtevant, B.R. 1998. A model of wetland vegetation dynamics in simulated beaver impoundments. *Ecological Modelling* **112**: 195-225.
- Suzuki, N., et McComb, W.C. 1998. Habitat classification models for beaver (*Castor canadensis*) in the streams of the Central Oregon Coast Range. *Northwest Science* **72**(2): 102-110.
- Traversy, N. 1976.   tude de l'habitat du castor    la Baie James - II. Les ruisseaux. Service de la Recherche Biologique, Minist  re du Tourisme, de la Chasse et de la P  che du Qu  bec. Rapport 82627.

Vincent, J.-S., et Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie physique et Quaternaire* **31**: 357-372.

Wheatley, M. 1997. Beaver, *Castor canadensis*, home range size and patterns of use in the taiga of southeastern Manitoba: II. Sexe, age and family status. *Canadian Field-Naturalist* **111**(2): 217-222.